BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 140, mai-juin 1973, Zoologie 104

Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides).

1. La trichobothriotaxie en Arachnologie. Sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions.

par Max VACHON *

Trente années de collaboration continue, entreprise dans la joie de la découverte, méritent à Maurice Gaillard une dédicace particulière pour son iconographie qui donne à mes travaux la précision et la clarté nécessaires.

Résumé. — Exposé des données générales permettant de définir et de classer les caractères tirés de la chaetotaxie des Arachnides en tenant compte de leurs transformations au cours du développement postembryonnaire.

Utilisation pour chaque trichobothrie d'un sigle qui lui soit personnel.

Constance des sigles conférant une grande valeur à la trichobothriotaxie, ontogénétiquement invariante chez les Scorpions.

Existence d'une orthobothriotaxie de base et de néobothriotaxies majorantes ou minorantes permettant d'étudier phylogénétiquement les variations de la trichobothriotaxie et de donner à celle-ci un rôle taxonomique très important.

Description de quatre espèces, de quatre sous-genres et de cinq genres nouveaux de Scorpions.

Abstract. — The author sets forth the general data enabling to define and classify the characters derived from the chetotaxy of Arachnida, taking into account their transformations during the postembryonic development.

For each trichobothry, a proper sigla is used.

These sigla are constant and give a high value to the trichobothriotaxy, ontogenetically unchanging in Scorpionida.

A basic orthobothriotaxy as well as increasing (incremental) or decreasing (decremental) neobothriotaxies exist ; they enable to study from a phylogenetic point of view the variations occurring in trichobothriotaxy and to give a great taxonomic importance to it.

Four new species, four new sub-genera and five new genera of Scorpions are described.

Resumen. — Se exponen datos generales que permiten definir y clasificar los caracteres derivados de la quetotaxia de los Aracnidos, teniendo en cuenta su transformación en el curso del desarollo postembrionario.

* *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris, et Institut de Recherches sur le Scorpion, 37032 Tours Cédex.*

Se utiliza para cada tricobotria una sigla exclusiva.

La invariabilidad de las siglas confiere un gran valor a la tricobotriotaxia, que es ontogenéticamente inmutabile en los Escorpiones.

Se demuestra la existencia de una ortobotriotaxia básica y de neobotriotaxias « aumentadoras » o « reductoras » (o sea con exceso o defecto de tricobotrias). Estas permiten el estudio filogenético de las variaciones de la tricobotriotaxia, confiriéndole un gran valor taxonómico.

Descripción de cuatro especies, de cuatro subgéneros y de cinco géneros nuevos de Escorpiones.

SOMMAIRE

I. Données permettant de définir et de nommer un caractère en vue de son emploi en classification 861
I. 1. Notion de caractère 861
I. 2. Données générales permettant de qualifier un caractère dans l'espace et dans le temps 862
I. 2. 1. Notions de stases, de stades et de phases ontogénétiques 863
I. 2. 2. Temps ontogénétique et temps phylogénétique 865
I. 2. 3. Organes eustasiques, amphistasiques, mono-, poly- et panstasiques ; utilité d'une nomenclature spatio-temporelle 866
I. 2. 4. Notion d'idionymie 870
I. 2. 5. Notions d'invariance et de variance ontogénétiques 873
I. 2. 6. Caractères essentiels ou fondamentaux, caractères accessoires ou supplémentaires 874
I. 2. 6. 1. Définition de la trichobothriotaxie 876
I. 2. 6. 2. Comment définir ou reconnaître un caractère fondamental 876
I. 2. 6. 3. Orthobothriotaxie, néobothriotaxie et néobothrichie 878
I. 2. 7. Variation méristique en trichobothriotaxie ; hypothèses explicatives. 878
I. 2. 7. 1. Synchronie et diachronie des trichobothriogenèses ; arrêts ou retards de développement. 879
I. 2. 7. 2. Absence, chez l'adulte, de certaines trichobothries fondamentales : existence de néobothriotaxies minorantes 880
I. 2. 7. 3. Acquisition de trichobothries accessoires (néobotrichie) ; existence de néobothriotaxies majorantes 881
I. 3. Conclusions 883

II. La trichobothriotaxie en Arachnologie 884
II. 1. Structure et rôle des trichobothries 884
II. 2. Les Arachnides porteurs de trichobothries 886
II. 3. État actuel des recherches sur la trichobothriotaxie en Arachnologie 887
II. 3. 1. Araignées 887
II. 3. 2. Pseudoscorpions 888
II. 3. 3. Scorpions 889
II. 4. Les diverses nomenclatures trichobothriales chez les Scorpions 890
II. 5. Conclusions 891

III. Établissement d'une nomenclature trichobothriale pouvant convenir a l'ensemble des Scorpions 893
III. 1. Remarques préliminaires 893
III. 2. Notion de sigle invariable 893
III. 3. Notion de sériation 894
III. 4. Notion de territoires trichobothriaux 894
III. 5. Notions de stabilité, de déplacement et d'émigration de certaines trichobothries fondamentales 895
III. 6. Établissement d'une nomenclature trichobothriale uniforme et définition des sigles 899
III. 6. 1. Sigles des trichobothries du fémur 899
III. 6. 2. Sigles des trichobothries du tibia 900
III. 6. 3. Sigles des trichobothries du doigt fixe 900
III. 6. 4. Sigles des trichobothries de la main 902
III. 7. Équivalences des sigles proposés par Stahnke et Vachon 903
III. 8. Équivalences des sigles proposés par Gertsch, Soleglad et Vachon 904

IV. Les trois types de trichobothriotaxie scorpionique 905
IV. 1. Clé de détermination des trois types de trichobothriotaxie 905
IV. 2. Trichobothriotaxie de type A 906
IV. 2. 1. Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type A 906
IV. 2. 2. Émigration et déplacement de trichobothries fondamentales 908
IV. 2. 3. Néobothriotaxies de type A 910
IV. 2. 3. 1. Néobothriotaxies minorantes 910
IV. 2. 3. 2. Néobothriotaxies majorantes 910
IV. 2. 4. Évolution des siglcs trichobothriaux de 1948 à 1972 912
IV. 3. Trichobothriotaxie de type B 912
IV. 3. 1. Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type B 913
IV. 3. 2. Stabilité de l'orthobothriotaxie de type B 914
IV. 4. Trichobothriotaxie de type C 914
IV. 4. 1. Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type C. 916
IV. 4. 2. Genres orthobothriotaxiques de type C 916
IV. 4. 3. Émigration de certaines trichobothries fondamentales 923
IV. 4. 4. Remarques générales sur les néobothriotaxies de type C. 928

V. Importance taxonomique et phylogénétique de la trichobothriotaxie 937
V. 1. Possession de caractères identiques, tirés de la trichobothriotaxie, chez des espèces appartenant à des familles différentes 937
V. 1. 1. *Iurus dufoureius* (Vaejovidae) et *Calchas nordmanni* (Chactidae) 937
V. 1. 2. *Lisposoma elegans* (Scorpionidae) 940
V. 2. Rôle de la trichobothriotaxie dans la distinction des genres, des sous-genres et des espèces 941
V. 3. L'orthobothriotaxie et son utilité en taxonomie 941
V. 4. Rôle taxonomique des « petites trichobothries » 943
V. 5. Orthobothriotaxie, néobothriotaxie et phylogénie 943

Conclusions 945
Annexe. Description d'espèces, de sous-genres et de genres nouveaux cités dans ce travail .. 949
Références bibliographiques 954

Introduction

Depuis LINNÉ, la classification des familles et des genres de Scorpions a subi de profondes modifications dont A. BIRULA a dressé le tableau précis et très complet en 1917 [**2**, **3**]. Malheureusement, ces deux travaux écrits en langue russe n'ont pas retenu l'attention des classificateurs ; leur traduction en langue anglaise, réalisée en 1964 et 1965, a révélé leur importance. C'est en partant de l'œuvre de BIRULA que nous envisageons cette classification en y introduisant de nouveaux caractères.

Les résultats auxquels nous sommes arrivé proviennent d'une longue étude poursuivie depuis plus de trente années. Maintes et maintes fois, nous avons répété nos observations, vérifié nos conclusions sur des spécimens appartenant à la presque totalité des genres connus. Cent cinquante mille examens, environ, nous permettent aujourd'hui d'apporter des documents nouveaux intéressant la taxonomie scorpionique.

Mais nul ne doit considérer son œuvre comme définitive. Aussi, proposons-nous ce travail comme un essai destiné à faciliter la distinction des familles et des genres de Scorpions, et comme une base supplémentaire, permettant aux spécialistes de poursuivre leurs recherches, d'améliorer celles que nous avons faites. Chaque espèce nouvelle, chaque genre nouveau est une pierre d'appoint dans un édifice en continuelle construction, voire en continuelle transformation.

Nos conclusions feront l'objet de plusieurs notes successives. La première traite de l'établissement d'une nomenclature trichobothriale uniforme convenant à l'ensemble des Scorpions, aux différents types de trichobothriotaxie que nous avons mis en évidence chez ces derniers et de l'intérêt que représente l'étude de la variation de la trichobothriotaxie au cours du développement postembryonnaire chez les Arachnides en général. La seconde note permettra d'exposer nos conceptions sur la classification des familles et, dans les suivantes, nous proposerons aux spécialistes des clés de détermination des genres, famille par famille, en commençant par celle des Buthidae qui, à elle seule, représente plus de la moitié des espèces actuellement connues.

I. DONNÉES PERMETTANT DE DÉFINIR ET DE NOMMER UN CARACTÈRE EN VUE DE SON EMPLOI EN CLASSIFICATION

I. 1. NOTION DE CARACTÈRE

Selon la définition classique, les caractères représentent l'ensemble des formes, des structures et des propriétés qui distinguent ou non les êtres vivants les uns des autres ; ce sont les signaux permettant la distinction, la reconnaissance et par là même la classification des êtres et des choses.

Mais tous les classificateurs savent combien il est difficile de définir ce que l'on entend par caractère. Celui-ci, le plus souvent, est tiré de la morphologie (ou de données métriques ou méristiques). Toutefois, l'anatomie, l'embryologie, la physiologie, la biogéographie peuvent, elles aussi, fournir des moyens de distinction. Le caractère peut aussi être un milieu de vie, un comportement particulier lorsqu'il s'agit par exemple de la reproduction ou de la capture des proies, une structure chimique, une propriété physique.

Dans la présente note, il ne sera question que des trichobothries, c'est-à-dire de soies sensorielles particulières. Tout ce que nous dirons s'appliquera donc, en général, à la chaetotaxie puisque la trichobothriotaxie ne représente, en fait, qu'un domaine particulier

de la chaetotaxie, c'est-à-dire de toutes les données se rapportant aux soies, aux organes mécanoréceptrices des Arthropodes en général.

La trichobothrie, en elle-même, n'est pas un « caractère » ; c'est un organe, une entité ayant une structure propre et des caractères particuliers se rapportant à sa forme, sa taille, sa position, son innervation, etc. Pour celui qui veut mettre au point et donc définir les caractères d'une trichobothriotaxie, c'est la présence (ou l'absence) de telle ou telle trichobothrie qui représente le « caractère », comme ce peut être, lorsqu'elle existe, sa position dans une série, dans un champ dont elle est un des éléments constitutifs. La série, en elle-même, n'est pas un caractère mais l'existence de ladite série est, pour le classificateur, le caractère à mettre en évidence.

Ainsi, la définition d'un caractère, simple ou complexe, dépend des connaissances mais surtout de l'expérience et des conceptions mêmes du spécialiste qui tente de le découvrir.

« Il faut avoir œuvré, en taxonomie, pendant de longues années, pour connaître le prix de la découverte d'un bon caractère. Ce que nous affirmons maintenant semble être une banalité ; c'est cependant le fruit d'une longue expérience : le caractère, en Systématique, représente l'élément fondamental dont la stabilité est le plus sûr garant de la valeur du taxon qu'il personnalise » [**88**, 1965 : 106].

Mais ce qui est très important aussi, et malheureusement trop souvent négligé, c'est la recherche de la variation d'un caractère au cours de la vie entière de l'animal, surtout lorsqu'il s'agit d'un Arthropode hétérométabole. Celui-ci commence par être jeune et petit, immature avant d'être adulte ; il modifie, il « construit son costume » progressivement à chaque mue. Que deviennent, ou plutôt, qu'étaient les caractères dont on précise, dont on connaît la structure chez l'adulte ?

Afin de donner d'un caractère une définition précise, il faut le soumettre, certes, aux exigences de la statistique, de la biométrie, pour en découvrir les variations dans « l'espace », mais il faut aussi, et surtout, en poursuivre l'étude au cours de la vie même de l'animal, de sorte que soient précisées les étapes de son élaboration au cours de l'ontogenèse.

Si nous insistons sur ces idées générales, c'est que la trichobothriotaxie représente, à notre avis, un domaine très riche dans lequel se trouvent rassemblés de très nombreux et de très importants caractères devant être utilisés en classification.

Aussi, nous a-t-il paru nécessaire, voire indispensable, avant de « disséquer » la trichobothriotaxie [1], de la replacer dans le contexte général de la chaetotaxie, afin de discuter des problèmes qu'elle soulève et des lois qui la régissent. La chaetotaxie, malheureusement sous-estimée, rejetée même par bien des Arachnologistes, est à la source de données morphologiques, taxonomiques et phylogénétiques de très grande importance. Les recherches qu'elle suscite, quand on sait en décoder la valeur générale, forment un ensemble cohérent, une discipline qui devrait porter le nom de *chaetologie*.

I. 2. Données générales permettant de qualifier un caractère dans l'espace et dans le temps

Les travaux de F. Grandjean montrent la voie à suivre en ce qui concerne la chaetotaxie arachnidienne. C'est, en effet, à cet auteur, spécialiste des Acariens Oribates, trop

1. Terme dont nous préciserons la définition p. 876.

souvent ignoré des autres Arachnologistes d'ailleurs, que nous devons l'essentiel des remarques suivantes, ainsi qu'à M. EMERIT, spécialiste des Araignées Gastéracanthes.

I. 2. 1. **Notions de stases, de stades et de phases ontogénétiques**

En 1938, dans une note sur l'ontogénie des Acariens [**20**], F. GRANDJEAN a proposé le terme de stase pour désigner les formes successives d'un Arthropode lorsqu'elles sont séparées les unes des autres dans l'ontogenèse, par des mues établissant entre elles des discontinuités. Cette définition a été reprise en 1957 [**35**].

Le terme de stade, fort ancien, est souvent employé par tous ceux qui étudient le développement d'un être vivant. F. GRANDJEAN, dans le travail que nous citons, donne un sens précis au terme de stase et considère que les stades et les phases sont des « périodes quelconques, séparées par des changements continus ou discontinus, dans lesquelles se divise le développement. »

En 1953 [**80**], nous avions tenté de distinguer ces trois termes en proposant que celui de stase désigne l'animal lui-même alors que le stade pourrait être considéré dans le sens d'une durée, la durée de vie de la stase c'est-à-dire le temps séparant deux rejets consécutifs de cuticule. Cette distinction (entre espace et temps, entre l'animal lui-même et la durée de sa vie) n'a pas recueilli les suffrages des ontogénistes. Stade et stase sont employés tous deux pour désigner aussi bien l'animal que le temps de vie dans lequel il est considéré.

Il existe, en effet, des cas particuliers où ces deux termes peuvent ne pas convenir dans le sens où nous les avions proposés. Chez les Acariens, il est fréquent de trouver deux stases contenues l'une dans l'autre, l'adulte, par exemple, logé à l'intérieur de la tritonymphe. Ce sont ces cas que certains auteurs avaient voulu préciser en leur donnant des noms particuliers comme schadonophanstadium, nymphophanstadium, teleiophanstadium. Chez les Araignées, nous avons confirmé les résultats d'A. HOLM [**42**, 1940], à savoir l'existence de mues intrachorionales et, à leur sujet, modifié la présentation des formules d'éclosion [**84**, 1958]. A l'éclosion, en effet, c'est-à-dire à la rupture du chorion, ce peut être la première prélarve qui naît mais ce peut être aussi la seconde prélarve, dans les cas (assez nombreux) où la première prélarve mue à l'intérieur du chorion avant que celui-ci ne se rompe.

Notre propos, ici, n'est pas de trancher la question. Disons simplement qu'il existe des cas où plusieurs stases peuvent coexister dans une même enveloppe : chorion ou cuticule nymphaire. Apparemment, l'animal est à un stade défini par la possession de son enveloppe ; on peut donc le qualifier d'un nom particulier parce que plusieurs stases coexistent, cohabitent « sous le même toit » ! Disons simplement, avec F. GRANDJEAN, que chaque stase correspond toujours à un stade mais qu'à chaque stade, considéré comme période quelconque du développement, peut correspondre une ou plusieurs stases.

Les mêmes problèmes de définition se posent au sujet des termes de phases et de périodes. Pour F. GRANDJEAN [**20**, 1938], les phases sont des périodes quelconques divisant le développement. En 1953 [**80**], nous avons proposé que le terme de phase désigne (dans le temps) un groupe de stades lorsque les stases qui se succèdent se ressemblent et ont même biologie. C'est un mot utile dans de nombreux cas ; il permet, par exemple, de dis-

tinguer chez les Araignées une phase prélarvaire, une phase larvaire, une phase (ou période) nympho-imaginale dont nous avons donné en 1957 [**83**] les caractéristiques morphologiques et biologiques. En 1957 [**35** : 521], F. Grandjean a adopté notre manière de voir en affirmant :

« Pour moi, une phase du développement est une suite ininterrompue de stases lorsque ces stases ont évolué parallèlement les unes aux autres et, par conséquent, se ressemblent. »

Les difficultés que nous venons d'exposer ne sauraient cacher celles que pose la définition même des stases, souvent semblables mais parfois, morphologiquement, anatomiquement et biologiquement différentes. Un papillon, une chrysalide, une chenille sont des stases de Lépidoptères, dont on peut dire que la forme et les structures sont peu comparables ! Il en est de même des asticots et des mouches. Par contre, chez d'autres Arthropodes, les Pseudoscorpions, les Scorpions, les Araignées par exemple, en une même phase, les stases se ressemblent et ne diffèrent que par quelques caractères. Le développement se fait d'une manière presque continue tant les modifications (surtout celles qui affectent les caractères portés par la cuticule) sont faibles.

Néanmoins, chez les Acariens, plus proches des Scorpions que ne le sont les Insectes, il peut y avoir de profondes différences entre les stases. Aussi, F. Grandjean a-t-il été amené à considérer, en dehors des stases dites normales, l'existence de stases très particulières : les *élattostases* et les *calyptostases*. Chez les premières, les organes buccaux sont régressés ; elles ne peuvent se nourrir mais la possession de pattes fonctionnelles leur permet de se mouvoir. Chez les calyptostases, l'animal ne peut ni se mouvoir, ni se nourrir ; il a perdu ses appendices et ses organes buccaux restent à l'état de vestiges [**35**, 1957].

Le plus souvent, le développement est une suite d'états permettant de dire que l'on va du plus simple au plus compliqué, de la calyptostase à la stase normale. Mais il est des cas où cette acquisition progressive de caractères nouveaux est totalement bouleversée

Stases	n1	n2	n3	A — ADULTE —
ACARIENS. ORIBATES. PSEUDO-SCORPIONS.	stases actives →			
ACARIENS TYRO-GLYPHES	st. act.	st. inerte.	stases	actives
ACARIENS: *Balaustium.*	st. inerte.	st. act.	st. inerte.	st. act.

Fig. 1. — Acariens et Pseudoscorpions. Tableau montrant l'existence de stases actives et inertes au cours du développement postembryonnaire ; n1, n2, n3 : proto- deuto- tritonymphes.

par l'alternance de stases morphologiquement et biologiquement très différentes. Le cas le plus spectaculaire que nous connaissions est celui de l'Acarien Erythroïde, *Balaustium florale*, bien étudié par F. Grandjean et résumé par lui en 1957 [**35**].

La première stase, la prélarve, est une calyptostase inerte, n'ayant que des vestiges d'organes ; la larve qui lui succède est agile, active et se nourrit de pollen. La troisième stase, la protonymphe, est calyptostasique, sans appendices, avec des vestiges de bouche et pharynx (fig. 1). La deutonymphe, quatrième stase, est à nouveau normale, active et capable de se nourrir alors que lui succède une quatrième stase, la tritonymphe, calyptostase inerte et incapable de s'alimenter. C'est d'elle, cependant, que naîtra l'adulte, dernière stase du développement.

Le développement de *Balaustium florale* (et celui de nombreux autres Acariens d'ailleurs) prouve que chaque stase a ses propres potentialités et possède donc, par rapport à la stase qui la précède dans le temps et à celle qui la suit, une réelle indépendance, une idionymie dans le sens où F. Grandjean utilise ce terme, sur lequel nous reviendrons (cf. I. 2. 4, p. 870).

Comment expliquer, en effet, autrement que par une telle indépendance cette alternance de stases si différentes morphologiquement et biologiquement ?

L'existence de stases « autonomes » au cours de l'ontogenèse, stases qui représentent en fait de véritables « niveaux » évoluant pour leur propre compte, conduit à la notion de l'existence de deux temps en biologie évolutive : le temps ontogénétique et le temps phylogénétique, sur lesquels F. Grandjean a attiré notre attention dans une note dont le titre est significatif : « Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse particulière à chaque état statique de l'ontogenèse » [**29**, 1947].

I. 2. 2. **Temps ontogénétique et temps phylogénétique**

L'existence, chez les Scorpions, de caractères ne se modifiant pas au cours de l'ontogenèse, la certitude absolue que lesdits caractères ont évolué phylogénétiquement, sont la raison principale des remarques suivantes.

Dans la note citée ci-dessus, F. Grandjean souligne qu'en phylogenèse un changement est qualifié d'ancien ou de nouveau alors qu'en ontogenèse, le même processus porte le terme de précoce ou de tardif. Il est certain que la notion de temps varie selon qu'il s'agit des changements réalisés au cours de la phylogenèse et de ceux qui se manifestent sous nos yeux durant l'ontogenèse.

Cette notion de deux sortes de temps en biologie évolutive, F. Grandjean la reprend dans l'énoncé de certains principes qui régissent l'évolution. La naissance d'un être vivant n'est pas une vraie naissance, dit-il :

> « Quand cet être vivant commence à se développer dans l'œuf, ou autrement, il est déjà vieux de plusieurs dizaines ou centaines de millions d'années. Un animal a derrière lui une vie ancestrale très longue... et devant lui une vie personnelle très courte... Des changements ont lieu dans ces deux sortes de vie. Ceux de la vie ancestrale constituent l'évolution. Ceux de la vie personnelle constituent l'ontogenèse que l'on appelle aussi le développement » [**35**, 1957 : 480].

Si l'on compare l'animal à ses ancêtres, la suite des changements observés, qu'ils soient progressifs ou régressifs, fait partie de la phylogenèse. Mais ces changements n'ont pu se réaliser, dans le passé, qu'au cours de l'ontogenèse des ancêtres pour être héréditairement transmis. Ce raisonnement n'implique aucune considération sur les causes et les processus de transmission de ces modifications, devenus caractères acquis. Nous devons admettre — et comment faire autrement ? — que l'évolution phylogénétique ne saurait être sans l'existence préalable de modifications, de transformations ontogénétiques chez les ancêtres d'un être vivant quel qu'il soit.

Or, chaque stase, chaque niveau ontogénétique, chez les Arthropodes tout au moins, ont leur indépendance ; il est donc impossible de ne pas admettre qu'il y ait, au cours de l'ontogenèse, stase par stase, des changements indépendants les uns des autres, ce qui se traduira par l'existence de phylogenèses à l'intérieur d'une phylogenèse globale.

C'est d'ailleurs ce que maintes fois nous avons observé et souligné dans nos recherches et nos travaux ; chaque organe évolue pour son propre compte. Selon l'organe choisi, ou le caractère choisi, on peut imaginer des phylogenèses différentes, et cela aux divers âges de l'animal.

En définitive, nous dit encore F. Grandjean :

« L'ontogenèse d'un animal, à une époque donnée, à la nôtre par exemple, est la suite d'états dans lesquels cet animal a été mis par ses phylogenèses aux divers âges. Rien ne l'oblige à être une suite rationnelle de changements » [**35** : 481].

L'exemple de *Balaustium* le prouve.

On ne peut donc pas nier en biologie évolutive l'existence de deux temps, l'un s'étant écoulé dans le passé : le temps phylogénétique [1] et l'autre se déroulant dans le présent et préparant l'avenir : le temps ontogénétique.

La figure 1, schématique (p. 864), a pour but de mettre en évidence l'autonomie de chaque stase au cours du temps phylogénétique, alors que la figure 4 (p. 872) montre qu'un caractère (ici certaine trichobothrie du doigt d'un Pseudoscorpion) possède, lui aussi, son autonomie au cours du temps ontogénétique.

Si l'on revient au thème principal de notre travail, il apparaît donc qu'un caractère doit être étudié à tous les stades du développement de l'organe qui le porte.

La comparaison des « états » successifs par lesquels il passe conduit à des explications faisant intervenir des processus évolutifs que nous allons maintenant envisager.

I. 2. 3. **Organes eustasiques, amphistasiques, mono-, poly- et panstasiques ; utilité d'une nomenclature spatio-temporelle**

Afin de donner un sens précis à nos remarques sur les termes du titre de ce paragraphe, nous prendrons comme exemple de discussion la trichobothriotaxie des Pseudoscorpions parce qu'elle varie au cours du développement postembryonnaire comme celle de nombreux autres Arachnides.

Chez les Pseudoscorpions, comme chez les Acariens Oribates, les trichobothries n'existent qu'aux quatre stases postlarvaires : protonymphe, deutonymphe, tritonymphe et adulte.

1. Que certains nomment temps géologique.

La première nymphe : *n1* (fig. 2) possède une seule trichobothrie au doigt mobile et 3 au doigt fixe (fig. 3), soit en tout 4. La deutonymphe : *n2* complète son équipement par l'adjonction d'une trichobothrie au doigt mobile (fig. 2) et de 3 au doigt fixe (fig. 3), ce qui donne pour les 2 doigts 7 trichobothries. La tritonymphe : *n3* se voit pourvue de 2 trichobothries nouvelles dont une au doigt mobile (fig. 2) et une au doigt fixe (fig. 3) ; le nombre total pour les 2 doigts est alors de 10. L'adulte possède 2 trichobothries de plus, une au doigt mobile (fig. 2) et une au doigt fixe (fig. 3). Le revêtement trichobothrial définitif s'élève donc à 12 trichobothries, 4 au doigt mobile, 8 au doigt fixe.

Un fait est donc certain et depuis 1934 [**66**] nous avons pu le vérifier maintes et maintes fois : le nombre des trichobothries est particulier à chaque stase. Il permet de préciser l'âge :

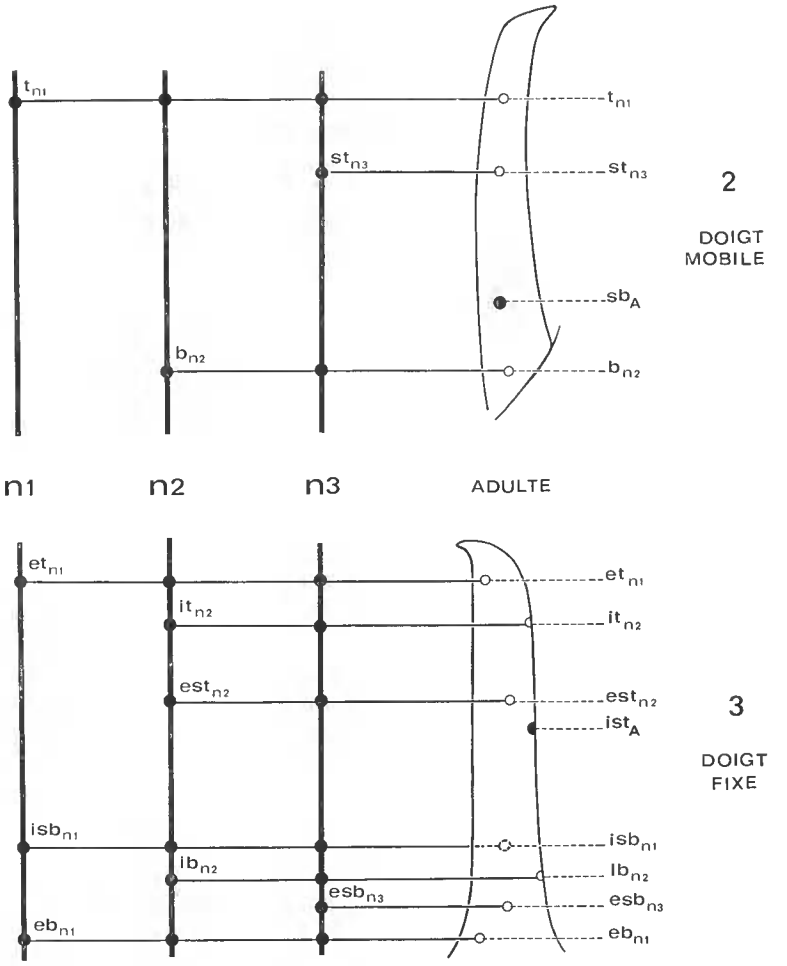


Fig. 2 et 3. — Nomenclature trichobothriale spatio-temporelle chez les Pseudoscorpions ; chaque trichobothrie possède son sigle habituel mais porte, en plus (en indice), celui de la stase où elle existe pour la première fois ; n1, n2, n3 : proto- deuto- tritonymphe, A : adulte.

4 chez la protonymphe, 8 chez la deutonymphe, 10 chez la tritonymphe et 12 chez l'adulte. Ces nombres se retrouvent chez presque toutes les espèces connues ; s'ils sont modifiés, c'est sous l'effet de processus évolutifs (cf. I. 2. 7., p. 878). La genèse de la trichobothriotaxie s'accomplit donc par paliers numériques progressifs, de stase en stase.

La nomenclature de CHAMBERLIN indiquée dans les figures 2 et 3, créée par cet auteur en 1924 [**4**] et sur laquelle nous reviendrons en II. 3. 2., p. 888, nomenclature basée sur l'emploi de sigles propres à chaque trichobothrie, précise la position spatiale de chacune d'entre elles chez l'adulte. C'est une nomenclature statique qui ne renseigne absolument pas sur la date de naissance de chaque trichobothrie au cours du développement postembryonnaire.

Dès 1934, ayant découvert la loi de l'augmentation numérique des trichobothries durant ce développement, nous avons pu nommer lesdites trichobothries au fur et à mesure de leur apparition [**65** : 157-158] chez une espèce, *Chelifer cancroides*, et établir ainsi la nomenclature trichobothriale stase par stase. En 1936 [**67** : 77-83], les « formules » trichobothriales, stase par stase, ont été mises au point chez trente espèces appartenant à sept familles différentes. Ces formules, comme celles de J. C. CHAMBERLIN, ne renseignaient que sur le nombre et la position spatiale des trichobothries au cours du développement.

Dans le but de préciser la date d'apparition (stase de naissance) de chaque trichobothrie, nous avons imaginé en 1964 [**86**] de nouvelles formules montrant comment se « construit » le revêtement trichobothrial.

Ayant établi les formules de nombreuses espèces, nous nous sommes aperçu que, selon les familles, telle ou telle trichobothrie n'apparaissait pas à la même stase. Chez les Cheliferidae, par exemple, la trichobothrie *ist* (voir formule ci-dessous) naît chez l'adulte alors que chez les Neobisiidae, elle est présente chez la protonymphe. L'intérêt de formules précisant les stases de naissance de chaque trichobothrie dans les différentes familles, genres et espèces, est évident.

Une précision est cependant nécessaire avant de continuer notre exposé. Nous désignons par l'expression « date ou stase de naissance », la stase d'apparition de l'organe complet pouvant fonctionner d'une manière autonome. Certes, au cours du stade qui sépare la larve (ne possédant aucune trichobothrie) de la première nymphe (qui en possède), le développement de cette soie sensorielle s'effectue mais elle n'est définitivement structurée et fonctionnelle qu'après l'exuviation donnant naissance à la protonymphe. On pourrait longuement discuter pour savoir si la date de naissance d'un organe quel qu'il soit est celle de l'instant où se réalise son inscription dans la macromolécule d'ADN, c'est-à-dire le moment où, potentiellement, la trichobothrie existe en tant que récepteur sensoriel « en devenir », avec ses caractères qui se préciseront au cours de la vie de l'embryon et de la larve (bothridie, soie, taille, position, etc.), selon ses capacités morphogénétiques personnelles et autonomes ! Jusqu'à présent, les recherches poursuivies sur les trichobothries des Scorpions et des Pseudoscorpions montrent qu'une fois réalisée, la trichobothrie reste ce qu'elle est à toutes les stases du développement nympho-imaginal, sa position ne variant qu'en fonction de la croissance de l'article qui la porte.

Afin de mettre en évidence la stase de naissance de chaque trichobothrie au cours de la période nympho-imaginale, nous proposons, aujourd'hui, d'ajouter au sigle de chacune d'elle un sigle complémentaire permettant de la dater. Cette idée ne nous est pas personnelle puisque depuis longtemps F. GRANDJEAN l'utilise chez les Acariens. Pour la

réaliser, il suffit d'ajouter en indice à chaque sigle (selon le cas) : le sigle *n1* pour une naissance au stade protonymphal, *n2* pour une naissance au stade deutonymphal, *n3* pour une naissance au stade tritonymphal et *A* pour une naissance chez l'adulte. Cette notation permet de se rendre compte immédiatement des états successifs par lesquels passe la trichobothriotaxie des différentes espèces. Cette nomenclature complète donc la nomenclature classique, spatiale, en la rendant chronologique, c'est-à-dire susceptible de préciser l'emplacement d'une trichobothrie à la fois dans l'espace et dans le temps ontogénétique. Cette nomenclature spatio-temporelle n'a pas pour but de remplacer celle que J. C. Chamberlin a créée et qui doit être conservée mais de la compléter chaque fois qu'il sera nécessaire d'envisager l'évolution de la trichobothriotaxie au cours du temps ontogénétique.

Cette nomenclature est utilisée dans les figures 2 et 3. Trois espèces permettront de souligner son intérêt et nous conduiront à l'explication des termes inscrits dans le titre du présent paragraphe : *Chelifer cancroides* (fam. des Cheliferidae) [**65**, 1934 : 157-158] ; *Neobisium muscorum* (fam. des Neobisiidae) [**67**, 1936 : 79 ; **86**, 1964 : 4840] ; *Chthonius ischnocheles* (fam. des Chthoniidae) [**67**, 1936 : 79 ; **86**, 1964 : 4840].

Tableau I. — Pseudoscorpions.

Nomenclature trichobothriale spatiale classique

Doigt mobile	Doigt fixe
t st sb b	*et est esb eb it ist isb ib*

Nomenclature trichobothriale spatio-temporelle

Chelifer :	t_{n1} **st**$_{n3}$ sb_A **b**$_{n2}$	et_{n1} est_{n2} esb_{n3} eb_{n1} it_{n2} **ist**$_A$ **isb**$_{n1}$ ib_{n2}
Neobisium :	t_{n1} **st**$_{n3}$ sb_A **b**$_{n2}$	et_{n1} est_{n2} esb_{n3} eb_{n1} it_{n2} **ist**$_{n1}$ **isb**$_A$ ib_{n2}
Chthonius :	t_{n1} **st**$_{n2}$ sb_A **b**$_{n3}$	et_{n1} est_{n2} esb_{n3} eb_{n1} it_{n2} **ist**$_{n1}$ **isb**$_A$ ib_{n2}

L'examen de ces trois exemples appelle les remarques suivantes :

a. 8 trichobothries (en caractères italiques) apparaissent toujours aux mêmes stades, quelle que soit l'espèce envisagée : *t*, *sb*, *et*, *esb*, *est*, *eb*, *it*, *ib*.

b. 4 trichobothries (en caractères gras) apparaissent à des stades différents selon la famille considérée : **st**, **b**, **ist**, **isb**.

c. Chez les Pseudoscorpions, une trichobothrie naît à une stase bien définie ; une fois apparue, elle persiste chez toutes les stases suivantes et, en compagnie de celles qui apparaîtront, appartient à une série dont l'état définitif n'est atteint qu'au stade adulte. Ainsi, au cours du développement postembryonnaire, chaque série se constitue-t-elle progressivement selon une séquence temporelle et spatiale bien déterminée.

En résumé, chaque trichobothrie a non seulement une position particulière dans la série dont elle fait partie, mais possède une date de naissance qui lui est propre. Chaque trichobothrie appartenant donc à une stase bien déterminée peut être qualifiée d'*eustaique* si l'on emploie le terme créé par F. Grandjean :

« Eustasique veut dire qu'un poil a l'obligation d'apparaître à une stase déterminée et unique, sur un individu quelconque, dans le groupe d'animaux dont on parle. S'il n'apparaît pas à cette

stase, il manque à toutes les stases de l'individu. Amphistasique s'oppose à eustasique. Ce mot signifie que le poil n'apparaît pas toujours à la même stase dans le groupe d'animaux dont on parle » [**36**, 1958 : 282].

La notion d'eustasie a besoin d'être complétée. En effet, si l'on considère le doigt mobile de l'adulte du Pseudoscorpion (fig. 2), les 4 trichobothries caractérisant ce stade, *t*, *st*, *sb*, *b*, n'ont pas le même âge et, en nomenclature spatio-temporelle, portent les sigles : t_{n1}, st_{n3}, sb_A, b_{n2}. Chacune d'entre elles est effectivement eustasique, mais cette qualité fondamentale ne l'empêche pas d'être présente à d'autres stades que celui où elle est née. La trichobothrie protonymphaire t_{n1} se retrouve chez la deutonymphe, la tritonymphe et l'adulte, c'est-à-dire à tous les stades ; on peut la qualifier de *panstasique*, alors que les autres trichobothries, b_{n2} née chez la deutonymphe et st_{n3} née chez la tritonymphe, sont *polystasiques* (ici deux ou trois stases seulement). La trichobothrie sb_A n'apparaît qu'au stade adulte et n'est présente qu'à ce seul stade : elle est *monostasique*.

Ainsi, seules les trichobothries protonymphaires sont panstasiques ; une fois apparues, elles persistent durant tout le développement ; jamais elles ne sont atteintes par des phénomènes d'arrêts ou de retards évolutifs. D'autres caractères que les trichobothries protonymphaires sont panstasiques chez les Pseudoscorpions et les Scorpions. Nous en reparlerons ultérieurement en précisant dès maintenant que, dans nos travaux antérieurs, nous les avons appelés : caractères stabilisés dès le stade protonymphal ou dès la naissance [**69**, 1941 : 547].

En définitive, l'étude du développement de la trichobothriotaxie chez les Pseudoscorpions permet de constater l'existence de caractères eustasiques (propres à chaque stase). Si un caractère (ici présence de la trichobothrie) existe à un ou plusieurs stades, on peut le qualifier de monostasique, polystasique et même de panstasique, s'il se retrouve semblable à lui-même à tous les stades de la période durant laquelle cette étude est entreprise. En revanche, chez les Scorpions, les trichobothries apparaissent toutes chez la protonymphe ; aucun changement dans le nombre et la position de ces soies ne se manifeste au cours du développement postembryonnaire. Toutes les nymphes et l'adulte ont donc le même nombre de trichobothries disposées de la même façon. Les *trichobothries sont donc, chez les Scorpions, eustasiques et panstasiques*, c'est-à-dire stabilisées en nombre et en position dès leur apparition au stade protonymphal [1]. Les sigles de toutes les trichobothries devraient porter l'indice n_1 ainsi que nous le précisons figure 5. Pour des raisons de commodité, nous jugeons préférable de ne pas mettre d'indice aux sigles des trichobothries des Scorpions.

I. 2. 4. **Notion d'idionymie**

Comme nous venons de le dire en parlant de l'eustasie, chaque trichobothrie a sa « personnalité ». Elle naît à une stase précise, toujours la même, et évolue pour son propre compte. F. Grandjean [**30**, 1949], crée le terme d' « idionymie » pour exprimer la qualité intrinsèque d'un organe ayant sa véritable indépendance évolutive dans le temps comme dans l'espace.

Sans utiliser ce terme, dans de nombreux travaux relatifs à l'arthrogenèse de l'appen-

1. Que nous qualifions aussi de protonymphaire (cf. note infrapaginale, p. 873).

dice arachnidien [**70**, 1944], à celle de l'appendice des Limules [**71**, 1945], au développement postembryonnaire des Myriapodes Diplopodes [**74**, 1947], à l'existence de cas tératologiques appendiculaires chez les Scorpions [**79**, 1953], à la trichobothriotaxie des Pseudoscorpions [**88**, 1965] et à celle des Araignées Pholcidae [**89**, 1965], nous avons souvent parlé de l'autonomie morphogénétique des divers constituants d'un article d'appendice, d'un segment du corps ou d'une série de soies. Cette autonomie représente ce que, maintenant, nous appelons l'idionymie d'un organe, d'un article, d'un métamère, ou d'une quelconque « entité » dont l'anatomiste, le morphologiste, l'embryologiste ou le classificateur reconnaissent l'existence.

L'idionymie est-elle une simple vue de l'esprit ? Nous ne le pensons pas. Les phénomènes de régénération, d'arrêts localisés de croissance, de néoténie partielle [**70**, 1944] en fournissent maintes preuves. Nous voudrions aujourd'hui apporter dans ce plaidoyer en faveur de l'idionymie, quel que soit le niveau envisagé, des arguments anatomiques dus aux recherches de M. Emerit sur la trichobothriotaxie des Araignées Gastéracanthes. Voici le texte tiré d'une note préliminaire de ce spécialiste, résumant quelques-uns des résultats obtenus et exposés dans sa thèse publiée en 1972 [**13**] :

« En chaque article (ou groupe d'articles), chaque champ est innervé de façon autonome. Comme conséquence, la trichobothriotaxie d'un champ évolue, au cours du développement, de façon indépendante de celles des autres champs. Certains champs peuvent ainsi présenter des retards (ou arrêts) de développement par rapport aux autres champs. Pour le tibia, par exemple, le champ antérieur à un stade donné possède toujours plus de trichobothries que le champ postérieur, ce qui est en relation avec le fait que le nerf antérieur émerge du nerf *C* un peu proximalement à l'émergence du nerf postérieur... l'étude de l'évolution trichobothriotaxique montre qu'il existe une autonomie dans le développement relatif des divers champs mécanorécepteurs de la patte d'Araignée » [**11**, 1969 : 1401].

En cherchant à résoudre les problèmes d'homologies chez l'Acarien Oribate *Platynothrus peltifer*, F. Grandjean, en 1952 [**31**], a constaté qu'un même organe existe pendant toute l'ontogenèse à partir de son « niveau de base », quels que soient le nombre et la profondeur des histolyses, qu'une anomalie se répète exactement d'une stase à l'autre. L'idionymie de chaque organe est ainsi prouvée.

La recherche de la stase de naissance de chaque trichobothrie au cours du développement postembryonnaire chez les Pseudoscorpions permet de constater l'idionymie de chacune d'entre elles. Par exemple, chez *Neobisium* (tabl. I et fig. 4), à chaque mue apparaît une trichobothrie : t_{n1} chez la protonymphe, b_{n2} chez la deutonymphe, st_{n3} chez la tritonymphe et sb_A chez l'adulte (ce qui donne au total 4 trichobothries au doigt mobile), mais il n'en est pas de même chez les espèces d'autres genres.

Chez *Microbisium* (fig. 4), t_{n1}, b_{n2}, st_{n3} apparaissent bien à « leur » stade ; la mue imaginale se produit mais n'apporte pas la « naissance » de sb_A. Le doigt mobile de l'adulte ne porte plus que 3 trichobothries.

Dans les genres *Paedobisium* et *Apocheiridium* (fig. 4), l'absence touche non seulement la trichobothrie sb_A, mais la trichobothrie st_{n3} naissant chez la tritonymphe (*Paedobisium*), et la trichobothrie b_{n2} naissant chez la deutonymphe (*Apocheiridium*). En définitive, bien que le nombre des stases n'ait pas changé, certaines trichobothries ne « naissent » pas en temps voulu, ce qui donne selon les cas 1, 2 ou 3 trichobothries (au lieu de 4) sur le doigt mobile de l'adulte. Chaque trichobothrie (et il en est de même de celles du doigt fixe d'un

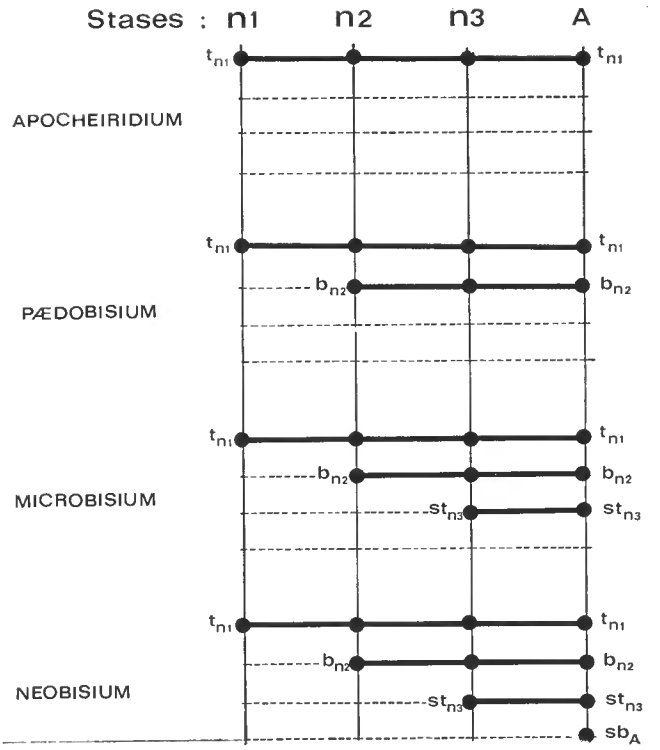


FIG. 4. — Pseudoscorpions. Tableau montrant que, selon les genres, le doigt mobile de l'adulte porte 1, 2, 3 ou 4 trichobothries bien que le nombre des stases ne varie pas ; n1, n2, n3, A : proto- deuto- tritonymphes et adulte. Chez *Microbisium*, absence de sb_A ; chez *Paedobisium*, absence de sb_A et de st_{n3} ; chez *Apocheiridium*, absence de sb_A, st_{n3} et b_{n2}.

Pseudoscorpion) a son propre développement. Les trichobothries protonymphales ne subissent jamais d'arrêts de développement ; elles sont toutes panstasiques ; aux yeux du taxonomiste, elles possèdent une valeur plus importante que les trichobothries deutonymphales, tritonymphales ou imaginales pouvant être l'objet de suppression pure et simple.

Si nous avons fait quelques remarques sur l'idionymie en utilisant des données provenant de l'étude des Araignées, des Acariens, des Pseudoscorpions, c'est parce que cette notion nous paraît posséder une grande importance en taxonomie. *Désigner une trichobothrie par un sigle, c'est en consacrer l'idionymie, en reconnaître la personnalité tout autant que celle de la série à laquelle elle appartient. Créer un sigle, c'est admettre l'existence d'une « entité » dont le systématicien doit préciser les caractères aussi bien dans l'espace que dans les temps ontogénétique et phylogénétique.*

I. 2. 5. **Notions d'invariance et de variance ontogénétiques**

Si l'on se place dans le temps ontogénétique individuel et non dans le temps phylogénétique et si l'on étudie les trichobothries, il faut admettre l'existence de deux sortes de trichobothriotaxie chez les Arachnides.

Chez les Scorpions, les trichobothries se forment au cours des périodes embryonnaire et larvaire mais n'apparaissent toutes ensemble qu'à la stase protonymphaire ; elles persistent, sans aucune modification, jusqu'au stade adulte [1]. On peut alors dire que, chez les Scorpions, la trichobothriotaxie est *invariante* puisqu'elle persiste *ne varietur* durant la période nympho-imaginale malgré les changements que subit l'animal au cours de ses mues successives. Cette invariance s'accompagne obligatoirement de l'absence de séquences temporelles dans l'apparition des trichobothries qui, toutes, naissent en même temps. Les trichobothries, chez l'adulte comme chez la protonymphe, doivent donc porter le même nom et la même nomenclature spatio-temporelle. En un mot, la stabilité de la trichobothriotaxie, chez les Scorpions, est immédiatement réalisée par la naissance simultanée de toutes les trichobothries qui, toutes, sont eustasiques et panstasiques (fig. 5).

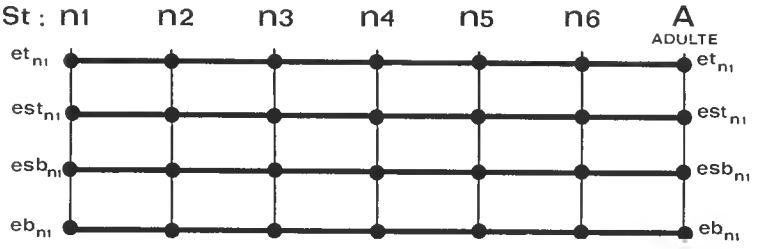


Fig. 5. — Scorpions. Nomenclature des 4 trichobothries de la face externe du doigt fixe qui, toutes ensemble, apparaissent pour la première fois chez la protonymphe n1 ; leur sigle ne varie pas durant tout le développement postembryonnaire. Il est donc inutile, chez les Scorpions, d'utiliser une nomenclature spatio-temporelle ainsi que cela est proposé chez les Pseudoscorpions (fig. 2 et 3).

Chez les autres Arachnides que nous avons particulièrement étudiés à ce point de vue, les Pseudoscorpions et les Araignées, il en est autrement. Les différentes trichobothriogenèses s'échelonnent au cours des périodes embryonnaire, larvaire et nympho-imaginale. Certaines trichobothries apparaissent chez la première nymphe, d'autres au cours des stases ultérieures, quelques-unes même ne naissent que chez l'adulte. C'est la raison pour laquelle nous avons proposé (cf. I. 2. 3.) la création d'une nomenclature spatio-temporelle

1. Une seule exception à cette règle nous a été révélée par R. Stockmann au cours d'une conversation privée. La trichobothrie i_2 de la face interne du fémur n'apparaît qu'à la seconde nymphe et non à la première chez *Buthus occitanus*, *Buthotus minax occidentalis*. Nous avons vérifié l'exactitude de ce fait chez *Buthiscus bicalcaratus*, *Buthacus* sp., *Androctonus australis*, *A. amoreuxi*, *A. mauretanicus*, *Buthotus alticola* et *Tityus sp.* Il semble donc que la trichobothrie i_2, sur le fémur, n'apparaisse qu'à la deuxième nymphe chez tous les Buthidae. L'examen de protonymphes d'autres espèces confirmera cette affirmation, nous en sommes persuadé.

mettant en évidence la date de naissance de chaque trichobothrie et, de ce fait, les séquences temporelles conduisant la trichobothriotaxie de la protonymphe à devenir ce qu'elle est chez l'adulte (fig. 2 et 3). Par opposition à ce qu'est la trichobothriotaxie des Scorpions, nous disons que celle des Pseudoscorpions est *variante*, n'étant stabilisée, en définitive, que chez l'adulte ou, dans des cas peu nombreux, à une stase nymphaire plus âgée que la protonymphe (fig. 4) [1].

L'invariance et la variance ontogénétiques sont des propriétés intrinsèques appartenant à la trichobothriotaxie. Le taxonomiste ne peut que les constater ; elles ne dépendent nullement de son appréciation.

Il n'en est pas de même d'une autre propriété s'appliquant aux caractères tirés de la trichobothriotaxie : l'essentialité [2], que le classificateur, selon ses propres conceptions, peut admettre ou refuser.

1. 2. 6. **Caractères essentiels ou fondamentaux, caractères accessoires ou supplémentaires**

Si l'on étudie l'évolution des principes de classification au cours du XVIIIe siècle, c'est-à-dire à l'époque où la recherche d'une méthode était le thème essentiel des travaux des botanistes et des zoologistes, on s'aperçoit, tout d'abord, que l'ordre naturel invitait à classer selon une hiérarchie, celle des êtres. Toutefois, peu à peu, la classification s'orienta non plus sur le classement des êtres, mais sur celui des caractères servant à les ordonner. Il ne suffisait plus de définir les caractères comme le faisait le botaniste ADANSON, il ne suffisait plus de les compter et de leur donner une même valeur, il fallait d'abord découvrir leur hiérarchie et les peser afin de pouvoir les comparer. Antoine-Laurent DE JUSSIEU eut le mérite de parler de la hiérarchie, de la subordination des caractères et d'envisager pour eux trois niveaux : les caractères primaires et essentiels, les caractères secondaires ou généraux, les caractères tertiaires. Pour LAMARCK, l'existence d'êtres inférieurs et d'êtres supérieurs était une certitude ; la subordination des caractères devait révéler celle des êtres. C'est aussi ce principe que CUVIER retiendra lorsqu'il dira que le classificateur doit d'abord connaître ou reconnaître avec exactitude la valeur respective des caractères et les classer selon l'importance des organes auxquels ils appartiennent, les caractères primaires étant ceux tirés des organes de la génération, les secondaires appartenant aux organes mettant en relation l'animal avec le milieu extérieur, certains de ces caractères étant liés entre eux par une loi : celle de la corrélation des formes et des organes.

Il n'est pas question dans ce travail de discuter de ces principes qui ont fait couler beaucoup d'encre, mais simplement de rappeler que le classement des caractères est, ou doit être, le souci majeur du classificateur. Ils ne doivent pas être ignorés, surtout de celui qui crée une nomenclature et, de ce fait, est obligé de classer ses caractères avant de leur donner un nom ou un sigle.

Les remarques que nous faisons intéressent donc les spécialistes de la classification dite évolutionnaire où chaque caractère a une place et une valeur qui lui sont propres ;

1. Rappelons que les premières trichobothries apparaissent toujours chez la protonymphe chez les Scorpions, les Pseudoscorpions et les Araignées, seuls ordres que nous avons personnellement étudiés. Mais, chez les Acariens, les Bdelles par exemple, les premières trichobothries, qui sont pédieuses, sont larvaires [F. GRANDJEAN, **28**, 1943].

2. Le terme de fondamentalité n'existe pas en langue française.

elles ne sauraient retenir l'attention de ceux qui pratiquent la classification numérique dans laquelle tous les caractères quels qu'ils soient et quelles que soient leurs dates de naissance ont la même valeur et la même importance « opérationnelle »[1].

Afin d'établir des listes de priorités (d'organes ou de caractères), F. Grandjean [**26**, 1942] envisage quatre méthodes d'investigation.

La première est ontogénétique ; elle consiste à comparer entre elles les stases et à admettre qu'un organe, qu'un caractère est d'autant plus fort qu'il est plus précoce. Priorité est donc donnée (s'il s'agit des caractères de la période nympho-imaginale) aux organes et aux caractères apparaissant chez la première nymphe.

La seconde méthode consiste à comparer les variations des organes ou des caractères nés à la même stase ; le plus fort est celui qui montre le moins de variations individuelles [2].

Dans la troisième méthode intervient la fréquence des organes ou des caractères recherchés non plus sur une seule partie du corps (métamère), mais sur l'ensemble des métamères. Puisqu'il s'agit, dans notre travail, d'organes ou de caractères appendiculaires, nous disons qu'il faut en étudier la fréquence sur tous les appendices. Celui dont la fréquence est la plus élevée est l'organe ou le caractère prioritaire.

Enfin, la quatrième méthode est phylogénétique ; elle donne la priorité aux organes et aux caractères qui sont les plus communs dans le groupe taxonomique étudié. Nous préciserons, en outre, que l'étude des fossiles est de grande importance à ce point de vue et doit toujours être entreprise quand cela est possible.

Ces quatre méthodes permettent d'établir un classement des organes et des caractères. Bien que les moyens de comparaison soient différents, F. Grandjean n'a jamais constaté de désaccord chez les Acariens dont il a fait l'étude ; toutes les listes de priorité concordent.

Chez les Scorpions, les trichobothries ne sont portées que par un seul appendice (les pattes-mâchoires) [3] ; toutes les trichobothries étant eustasiques et panstasiques, la trichobothriotaxie est invariante. La première et la troisième méthodes suggérées par F. Grandjean ne sauraient être employées. Il ne reste que l'étude des variations individuelles et la méthode phylogénétique. Cela revient à dire que, chez les Scorpions, la stabilité ou la variabilité d'un caractère tiré de la trichobothriotaxie doit être recherchée d'abord chez le même spécimen au cours de sa vie, puis chez les individus de la même espèce, puis chez les espèces d'un même genre, à toutes les stases de la vie. C'est parcourir le chemin que suit toujours le classificateur consciencieux. Mais il est important de porter son attention — et nous connaissons malheureusement de grands Arachnologistes ne le faisant pas — il est important, disons-nous, de porter son attention sur les deux moitiés de l'animal étudié et de rechercher le caractère à droite et à gauche. Chez les Scorpions où de nombreux caractères sont invariants, certains peuvent différer chez un même animal, à droite et à gauche. Cette variabilité individuelle, cette dissymétrie entre deux caractères situés de part et d'autre

1. Ce qui ne veut pas dire que nous dénions toute valeur à cette classification n'utilisant que les données *actuelles*. Bien au contraire : classification « évolutionnaire » et classification numérique peuvent et doivent se compléter. La nomenclature que nous proposons avec sigles et indices chiffrés, convenant à l'ensemble des Scorpions, serait pour le taxonomiste utilisant la méthode de Sokal une source de documents importants.

2. F. Grandjean les nomme écarts [**27**, 1943] ou vertitions [**32**, 1952], ainsi que les anomalies et il en a, récemment, précisé les définitions [**38**, 1972].

3. Voir note infrapaginale, p. 889.

du plan axial du corps est relativement fréquente chez les Scorpions, par exemple pour le nombre de dents des peignes. Nous reviendrons sur cette dissymétrie, dans un travail ultérieur. Mais, dès maintenant, nous pouvons dire que cette dissymétrie suggère l'idée que les deux moitiés du corps, donc de l'embryon, possèdent pour certains organes une véritable autonomie morphogénétique ou organogénétique. Il est possible aussi d'envisager une répartition inégale des facteurs de croissance au cours du développement.

I. 2. 6. 1. *Définition de la trichobothriotaxie*

En 1964 [**86**], nous avons créé ce terme en précisant qu'il s'appliquait au nombre et à la position des trichobothries. Ce mot associe deux termes : celui de taxie et celui de trichobothrie.

Taxie tire son origine du grec et signifie arrangement, ordre. Dans le langage courant, ce terme est souvent employé dans l'étude du comportement et des réflexes ; en thérapeuthique, une taxie est une manœuvre opératoire. Dans le domaine qui nous intéresse, nous revenons au sens original du mot grec. Une taxie est l'arrangement d'un ensemble de même type (homéotype) subissant le plus souvent des transformations au cours du développement postembryonnaire. C'est la raison pour laquelle nous avons admis en 1965 [**88**] que les caractères d'une trichobothriotaxie (nombre et position des trichobothries essentiellement) doivent être étudiés au cours de l'ontogenèse, c'est-à-dire à la fois dans l'espace et dans le temps, donc d'une manière dynamique.

I. 2. 6. 2. *Comment définir ou reconnaître un caractère fondamental dans une trichobothriotaxie*

Fondamental est le terme que nous avons retenu ; son antonyme est : accessoire. Les termes de primaire, primitif auraient pu être choisis car ils sont d'emploi courant, de même que nous aurions pu parler de prototaxie, de paléotaxie, etc., termes utilisés par certains Acarologues. Nous les avons rejetés parce que tous font appel à une hypothèse difficilement vérifiable : la possession d'un caractère par les « ancêtres ».

Le terme de fondamental est employé par F. Grandjean [**24**, 1941] pour qualifier les poils qui apparaissent les premiers soit chez chez les larves, soit chez les nymphes, les poils accessoires étant ceux qui naissent à un stade ultérieur. Il convient donc aux trichobothries des Scorpions qui, toutes, apparaissent chez la première nymphe.

Chez les Pseudoscorpions, par contre, nous qualifions de fondamentales les 12 trichobothries de l'adulte, bien qu'elles apparaissent successivement au cours du développement postembryonnaire, car 12 est le nombre possédé par la presque totalité des espèces.

De toute manière, la notion de fondamental repose sur un concept né dans l'esprit du classificateur après une étude comparée des spécimens qu'il a observés. A lui d'en défendre la réalité. Dans l'exposé des trois types de trichobothriotaxie que nous distinguons chez les Scorpions (IV, 1), nous préciserons de quelle façon nous détectons les caractères fondamentaux et comment nous les utilisons. En attendant, nous pouvons donner quelques exemples pour illustrer concrètement ce que nous venons de dire.

a. Chez les Buthidae, la face ventrale de la main porte 2 trichobothries : V_1, V_2 (fig. 31). Nous n'avons découvert aucune exception à l'existence de ces 2 trichobothries après

avoir examiné 75 000 spécimens. Tous les exemplaires étudiés, de toutes les espèces et de tous les genres connus actuellement, les possèdent. Il n'y a donc, pour ce caractère : présence de 2 trichobothries ventrales à la main, aucune variation ni dans le temps ontogénétique, ni dans le temps phylogénétique. 2 est donc le nombre de trichobothries fondamentales situées sur la face ventrale de la main des Buthidae. Cela est d'autant plus vrai que ce nombre ne se retrouve dans aucune autre famille.

b. 2 est aussi le nombre de trichobothries portées par la face externe du fémur des Buthidae : e_1, e_2 (fig. 33). 2 genres sur 50 connus font exception : *Buthiscus*, avec 3 trichobothries, e_1, e_2, e_3 (fig. 43), et *Liobuthus*, avec 4 trichobothries, e_1, e_2, e_3, e_4 (fig. 44). Dans ces 2 genres, nous admettons que e_1 et e_2 sont les trichobothries fondamentales et que e_3 et e_4 sont des trichobothries accessoires. 2 est donc le nombre de trichobothries fondamentales portées par la face externe du fémur des Buthidae et cela d'autant plus que ce nombre ne se retrouve dans aucune autre famille.

c. 7 est le nombre de trichobothries situées sur la face externe du tibia des Scorpions Buthidae (fig. 35) ; 2 genres seulement font exception: *Liobuthus*, avec 11 trichobothries (fig. 50), et *Vachoniolus*, avec 8 trichobothries (fig. 49). Chez *Liobuthus*, il existe 4 trichobothries accessoires et une seule chez *Vachionolus*. Néanmoins, 7 est aussi le nombre de trichobothries fondamentales portées par la face externe du tibia chez toutes les espèces de la famille des Chaerilidae (fig. 60).

d. 12 est le nombre de trichobothries portées par la pince des Pseudoscorpions : 8 sur le doigt fixe et sur la main, 4 sur le doigt mobile (fig. 2 et 3), dans la très grande majorité des cas puisque 90 % des espèces le possèdent. C'est la raison pour laquelle nous estimons que 12 est le nombre de trichobothries fondamentales dans l'ordre des Pseudoscorpions. Nous reviendrons (cf. I. 2. 7. 3., p. 881) sur les causes probables des variations numériques de ce caractère.

En résumé, dans un taxon précis, un caractère (ici le nombre de trichobothries) ne sera qualifié de fondamental que s'il est constant ou peu variable chez une stase précise considérée comme stase de référence ; nous choisissons, par convention, la stase adulte. Ce choix est important lorsqu'il s'agit de trichobothriotaxie variante ; il l'est beaucoup moins chez les Scorpions ou l'invariance est la propriété fondamentale de la trichobothriotaxie.

Si toutes les espèces de tous les genres d'une même famille ont le même nombre de trichobothries dans une série bien définie et à toutes les stases (c'est le cas des 2 trichobothries V_1 et V_2 chez les Scorpions), nous dirons que 2 est un excellent caractère fondamental puisqu'il est invariant ontogénétiquement et phylogénétiquement.

Si, à quelques exceptions près, la très grande majorité des espèces et des genres d'une même famille possèdent un nombre précis de trichobothries (c'est le cas des 7 trichobothries externes du tibia des Buthidae), nous dirons que 7 est un bon caractère fondamental de cette famille bien qu'une autre famille, celle des Chaerilidae, le possède aussi.

Lorsque la trichobothriotaxie est variante, comme c'est le cas chez les Pseudoscorpions, le caractère fondamental doit être recherché à la stase adulte. Sa fréquence, seule, permet de le reconnaître. C'est le cas des 12 trichobothries de la pince des adultes des Pseudoscorpions.

L'existence de trichobothries qualifiées de fondamentales permet de distinguer plusieurs catégories de trichobothriotaxie que nous allons maintenant définir car elles sont appelées, selon notre point de vue, à jouer un rôle très important en taxonomie.

I. 2. 6. 3. *Orthobothriotaxie, néobothriotaxie* [1] *et néobothrichie*

L'orthobothriotaxie caractérise les genres et les espèces dont toutes les trichobothries sont fondamentales.

Toute trichobothriotaxie ne possédant pas le nombre fondamental de trichobothries est une néobothriotaxie, minorante si le nombre est inférieur à celui possédé par l'orthobothriotaxie, majorante si, par acquisition de trichobothries accessoires, le nombre est supérieur. La néobothrichie est le processus engendrant les trichobothries nouvelles ou accessoires.

La définition de l'orthobothriotaxie repose donc uniquement sur la possession d'un nombre déterminé et constant de trichobothries fondamentales et non sur leur arrangement, lequel peut varier d'un genre à l'autre.

L'étude comparée de la presque totalité des genres connus de Scorpions nous a conduit à admettre l'existence de trois types d'orthobothriotaxie, ayant chacun un nombre constant mais différent de trichobothries fondamentales (cf. IV. 1.). A partir de ces trois types, la néobothriotaxie peut être envisagée comme preuve de la diversification phylogénétique.

Les variations numériques conduisant à la néobothriotaxie, minorante ou majorante, affectent un ou plusieurs articles de la patte-mâchoire, une ou plusieurs séries de trichobothries d'un même article. Chaque article, chaque série, à ce point de vue, possède son indépendance, son idionymie.

Qu'elle soit ortho- ou néobothriotaxique, la trichobothriotaxie joue un grand rôle dans la distinction des genres et des sous-genres, contrairement à ce que pensent certains spécialistes [**52**, 1972]. L'invariance ontogénétique de la trichobothriotaxie chez les Scorpions, l'idionymie des articles sont des faits que l'on ne peut négliger et qui servent de soutien à d'importantes conclusions taxonomiques et phylogénétiques (cf. V).

Les variations numériques affectant l'orthobothriotaxie, prise comme base de référence, font l'objet des commentaires suivants.

I. 2. 7. **Variation méristique en trichobothriotaxie ; hypothèses explicatives**

La variation méristique — selon sa définition même — réunit l'ensemble des variations numériques situées de part et d'autre d'une moyenne. En trichobothriotaxie, cette moyenne est représentée par les nombres constants que possèdent les trois types orthobothriotaxiques dont nous avons donné la définition en I. 2. 6. 3., p. 878, et dont nous préciserons les caractères en IV. p. 905,

1. Nous préférons les termes d'orthobothriotaxie et de néobothriotaxie à ceux plus longs d'orthotrichobothriotaxie et de néotrichobothriotaxie, la bothridie étant l'élément caractéristique de la trichobothrie.

Chez les Scorpions, où l'invariance ontogénétique trichobothriale est totale, il ne peut y avoir de variation méristique chez un même individu au cours de son développement postembryonnaire puisque le nombre des trichobothries de la protonymphe est aussi celui de l'adulte (cf. note, p. 873). Cependant, si l'on étudie les espèces néobothriotaxiques où le nombre des trichobothries accessoires est élevé (30 à 40 par exemple chez *Pandinus gambiensis*), on s'aperçoit, malgré l'invariance de la trichobothriotaxie, que le nombre de trichobothries diffère d'un tibia à l'autre chez le même spécimen et d'un spécimen à l'autre même s'ils sont frères ou sœurs. Il s'agit là de variations individuelles pouvant affecter les deux moitiés du corps, se manifestant dès l'apparition des trichobothries, c'est-à-dire chez la protonymphe et se retrouvant, identiques, chez l'adulte. C'est ce que nous avons signalé dans notre travail de 1970 [**94**] en collaboration avec R. Roy et M. Condamin.

Cette remarque permet donc d'affirmer que chez les Scorpions, malgré l'invariance ontogénétique de la trichobothriotaxie, existent deux sortes de variations, l'une individuelle et ontogénétique, révélée par la statistique au sein d'une population spécifique et l'autre phylogénétique, mise en évidence par comparaison des trichobothriotaxies existant chez les différentes espèces et les différents genres.

M. Emerit [**13**, 1972] a particulièrement étudié les transformations de la trichobothriotaxie chez les Araignées Gastéracanthes, trichobothriotaxie variante. Ces modifications spatiales et numériques sont importantes puisque le nombre total est souvent très élevé. M. Emerit considère que la variation numérique, qualifiée par lui de totale, est la résultante de deux composantes : une variation interne et une variation externe.

Dans des travaux ultérieurs nous reviendrons sur cette distinction et celle dont nous avons parlé ci-dessus.

Avant d'envisager dans le détail la variation méristique en trichobothriotaxie arachnidienne, il nous a semblé nécessaire de préciser l'emploi de deux termes dont nous nous servons dans cette explication : diachronie et synchronie.

I. 2. 7. 1. *Synchronie et diachronie des trichobothriogenèses ; arrêts ou retards de développement*

La trichobothrie est un organe : on peut parler pour elle d'organogenèse, de cellules initiales ou trichobothriogènes (matricielles) fournissant les divers constituants : bothridie, soie en particulier.

Au cours des périodes embryonnaire et larvaire, chez les Scorpions, les cellules matricielles se différencient, acquièrent leurs potentialités, leur autonomie. Mais cette organogenèse est synchrone pour toutes les trichobothries puisque toutes apparaissent en même temps à la naissance de la protonymphe. L'invariance trichobothriotaxique existant chez les Scorpions postule la synchronie des trichobothriogenèses.

Chez les Pseudoscorpions, il en est autrement ; les trichobothries naissent successivement à des moments précis du développement postembryonnaire, les diverses trichobothriogenèses s'échelonnent dans le temps : il y a diachronie. Cette diachronie nous a permis d'établir une nomenclature spatio-temporelle (I. 2. 3, p. 869) ; elle peut s'expliquer de deux manières. La première envisage (en ce qui concerne la trichobothrie *sb* n'apparaissant

que chez l'adulte) que les cellules matricielles de ladite trichobothrie ne se forment qu'au cours de l'organogenèse qui précède la mue imaginale. La seconde explication postule l'existence des cellules matricielles de la trichobothrie *sb* chez la larve, en même temps que toutes les autres cellules matricielles de toutes les autres trichobothries ; mais pour des raisons que nous ignorons, dépendant peut-être de ce que l'on appelle l'ambiance hormonale (hormone juvénile en particulier), la trichobothriogenèse de *sb* serait inhibée durant les trois premiers stades du développement postembryonnaire.

De toute manière, que l'on accepte l'une ou l'autre hypothèse, on doit admettre que l'inscription génétique d'un organe (ici la trichobothrie) comporte à la fois celle de ses potentialités structurales et celle de leur réalisation dans le temps ; chaque trichobothrie a sa genèse et, si l'on veut utiliser une comparaison facile, son « horloge génétique ». Chez les Scorpions, toutes les horloges sont réglées pour « sonner en même temps la naissance de chaque trichobothrie ». Chez les Pseudoscorpions, il en est autrement. Les horloges génétiques des trichobothries sonnent successivement l'apparition de celles-ci tout au long du développement postembryonnaire, de la stase protonymphaire à la stase adulte, certaines trichohothries étant en retard par rapport à d'autres ; le rattrapage s'accomplit au stade adulte.

Ce retard ontogénétique, concrétisé par l'échelonnement des dates de naissance des diverses trichobothries, ne doit pas être confondu avec l'arrêt de développement qui, purement et simplement, supprime une ou plusieurs trichobothries fondamentales. C'est ce phénomène que nous allons rapidement commenter.

I. 2. 7. 2. *Absence, chez l'adulte, de certaines trichobothries fondamentales ; existence de néobothriotaxies minorantes*

Chez les Pseudoscorpions, ainsi que nous venons de le dire, et comme le montre la figure 4, l'absence, chez l'adulte, de certaines trichobothries fondamentales s'explique aisément par l'inhibition des potentialités de leurs cellules matricielles au cours de la période nymphaire. Dans le genre *Paedobisium* par exemple (fig. 4), bien que le nombre des stases soit toujours de 4 comme chez tous les autres Pseudoscorpions, les 2 trichobothries sb_A et st_{n3} n'existent pas ; ces 2 trichobothries, fondamentales, ne sont pas apparues à la stase tritonymphale et à la stase adulte. Leur développement a été stoppé ou bien une mutation a provoqué leur disparition. Quelle que soit la cause de cette absence, le doigt mobile de l'adulte ne possède que les trichobothries d'une nymphe ; on peut, dans ces cas, parler d'arrêt de développement, de néoténie aboutissant chez l'adulte à une néobothriotaxie minorante. Nous avons souligné cela dès 1936 [**67**] chez les Pseudoscorpions [1].

Chez les Scorpions, dont certaines espèces sont privées de plusieurs trichobothries fondamentales, on ne saurait parler d'arrêt de développement au cours de la vie nymphaire. Il faut admettre qu'au cours de la trichobothriogenèse se déroulant durant la période

1. F. Grandjean regrette que le terme arrêt de développement soit imprécis du fait que le mot de développement l'est déjà. Il propose de parler, dans ce cas, d'évolution anergastique, évolution consistant « en ce qu'une chose qui se faisait autrefois dans le temps phylogénétique à tels âges ou à tous les âges, ne se fait plus à ces âges. Les évolutions anergastiques sont entièrement négatives. Ce sont des suppressions pures » [**34**, 1954 : 357-358].

larvaire, les cellules matricielles de certaines trichobothries ne se forment pas. Le nombre des trichobothries fondamentales se trouve ainsi diminué dès le stade protonymphaire. Plusieurs espèces de Buthidae sont dans ce cas. Nous en reparlerons lors de la présentation des cas de variations de l'orthobothriotaxie de type A (Buthidae) en IV. 2. 3., p. 910.

Il importe aussi de souligner dans de très nombreux genres l'existence de trichobothries à bothridie réduite, à soie courte. Cela milite en faveur de l'hypothèse, en ce qui les concerne, d'une régression stabilisée au cours de la période nymphaire, laissant lesdites trichobothries dans cet état aussi bien chez la protonymphe que chez l'adulte. La diversité des espèces et des genres possesseurs de telles trichobothries que nous désignons sous le nom de « petites trichobothries » permet de penser qu'il s'agit d'un phénomène se déroulant durant le temps phylogénétique. Peut-on réellement parler de trichobothries en voie de régression ? Une certaine prudence s'impose. Chez les Araignées, par exemple, il peut y avoir d'importantes modifications dans la trichobothriotaxie au cours de la période nympho-imaginale ; certaines trichobothries se transforment, provisoirement, en poils dressés, privés de cupule (bothridie). Chez les Acariens, F. Grandjean [**23**, 1939] et L. Van der Hammen [**96**, 1955] admettent, dans certains cas, une régression trichobothridique et l'existence de trichobothries rudimentaires (à bothridie et soie minuscules) mais pouvant redevenir normales aux stases ultérieures.

I. 2. 7. 3. *Acquisition de trichobothries accessoires (néobothrichie) ; existence de néobothriotaxies majorantes*

Pour la plupart des chaetologues, l'augmentation du nombre de soies — à partir d'une chaetotaxie de base considérée comme typique — provient de la multiplication de soies déjà existantes ; c'est donc admettre qu'une soie peut donner naissance à une autre soie au cours du développement postembryonnaire. Seules des observations cytomorphogénétiques effectuées au cours de ce dernier pourraient apporter la réponse à la délicate question de l'origine de nouvelles trichobothries.

Chez les Buthidae, comme l'indique la figure 6, la face externe du tibia des pattes-mâchoires porte toujours 7 trichobothries que nous considérons comme fondamentales : *et*, *est*, *em*, esb_1 esb_2, eb_1, eb_2 (cf. IV. 2. 1., p. 906). Dans le genre *Liobuthus* (fig. 7), qui sera notre premier exemple, on trouve 11 trichobothries ; nous devons admettre l'existence de 4 trichobothries supplémentaires (ou accessoires [1]) portées en noir sur ladite figure. On peut admettre que soit le territoire *eb*, soit le territoire *esb* s'est dédoublé et qu'il en est de même pour les territoires *em* et *et*.

Le second exemple est choisi dans la famille des Scorpionidae. Il s'agit du genre *Protophthalmus* actuellement révisé par notre collègue Bruno Lamoral, de Pietermaritzburg. Ce genre se distingue du genre *Opisthophthalmus*, dont il est très proche, non seulement par la présence de nombreuses trichobothries sur les faces externe et ventrale du tibia,

1. Il n'est pas inutile de rappeler que le terme d'accessoire ne saurait avoir un sens péjoratif, les trichobothries accessoires jouant le même rôle que les trichobothries fondamentales. C'est par référence aux trichobothries de la disposition considérée comme orthobothriotaxique qu'est reconnue la présence de trichobothries accessoires. Les termes accessoire et fondamental n'ont de sens que sur le plan de l'évolution ou de la phylogénie.

mais aussi sur la face ventrale de la main. Chez les *Opisthophthalmus*, comme chez de nombreux genres de Scorpionidae, il n'y a que 4 trichobothries ventrales à la main : *Ischnurus* (fig. 120), *Iomachus* (fig. 123). Chez *Protophthalmus*, on en compte de 13 à 20. De plus, la grande majorité des espèces d'*Opisthophthalmus* possèdent 14 trichobothries sur la face externe du tibia (fig. 8) réparties en cinq territoires : *eb*, *esb*, *em*, *est*, *et*.

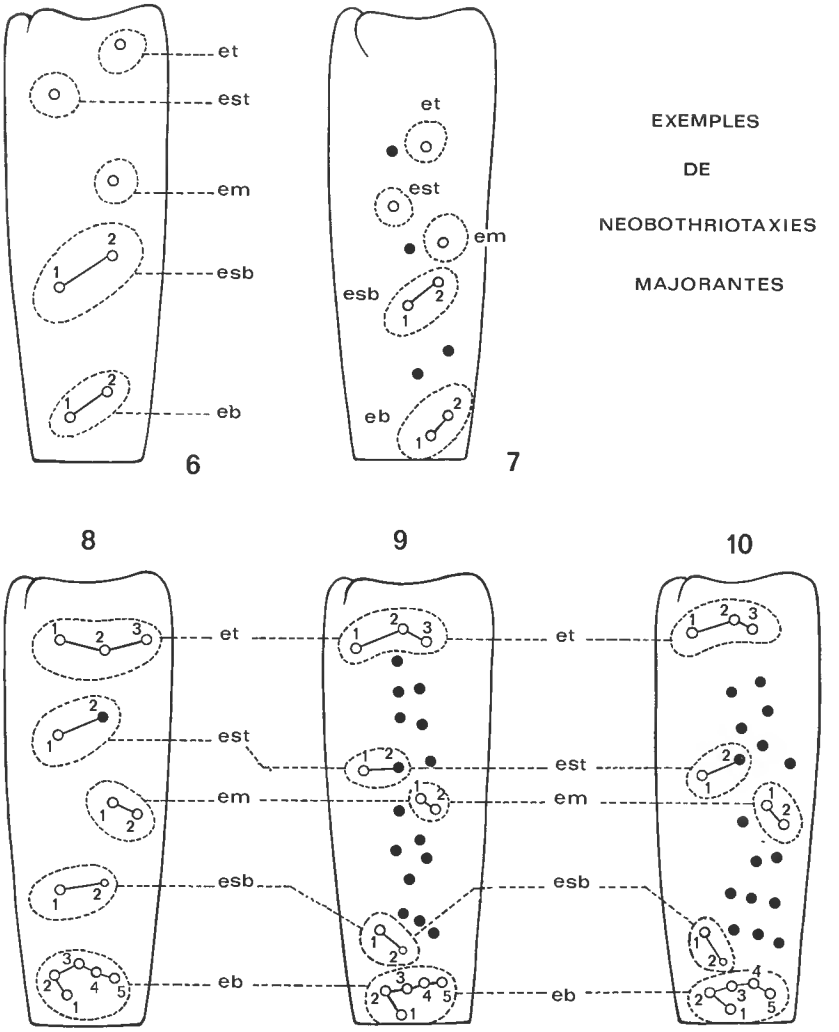


Fig. 6-10. — Face externe du tibia d'un Scorpion. 6 : Répartition en 5 territoires (cf. p. 901) des 7 trichobothries fondamentales chez un Buthidae. 7 : Répartition des 11 trichobothries, dont 4 accessoires dessinées en noir chez *Liobuthus kessleri*. 8 : Répartition des 14 trichobothries dont une accessoire, en noir, est_2 chez *Opisthophthalmus wahlbergi* (Scorpionidae), 13 étant le nombre des trichobothries fondamentales (cf. texte). 9 : Répartition des 28 trichobothries dont 15 accessoires chez la ♀ TM 9389 de *Protophthalmus holmi*. 10 : Répartition des 29 trichobothries dont 16 accessoires chez le ♂ RS 6211 de la même espèce.

Les spécimens de *Protophthalmus holmi* que nous avons examinés, TM 9389 (fig. 9) et RS 6211 (fig. 10), possèdent l'un 28 trichobothries, l'autre 29 sur la face externe du tibia, il y a donc, en fait, une multiplication par 2 du nombre des trichobothries existant chez un *Opisthophthalmus*. Nous ne pouvons affirmer qu'il y ait dédoublement de chaque trichobothrie. La position de certaines trichobothries (que nous appelons « trichobothries-pilotes », cf. p. 895) : et_1, est_1, esb_1 et surtout la petite trichobothrie esb_2 (cf. fig. 8, 9 et 10) permet de retrouver les cinq territoires fondamentaux et d'imaginer quelles sont les trichobothries accessoires figurées en noir sur nos schémas. Certes, nous nous rendons compte de l'aspect théorique de nos interprétations car, selon les spécimens, le nombre des trichobothries de cette face tibiale varie. Nous attirons l'attention sur l'existence de la petite trichobothrie esb_2 que l'on retrouve partout même si le nombre de trichobothries est élevé (fig. 108, 109, 142).

Si l'on examine la figure 132 se rapportant à la main d'*Hemihoplopus* (Scorpionidae), on constate que le nombre des trichobothries ventrales est important surtout en le comparant à celui des formes orthobothriotaxiques où il n'est que de 4 (fig. 111, 114, 135). On ne saurait, dans ce cas, parler de dédoublement mais de multiplication de cellules trichobothriogènes selon un processus (néobothrichie) dont nous ignorons le mécanisme. Cette néobothrichie, intense, provoque une extension de la série ventrale dont certaines trichobothries viennent occuper la face externe de la main. Nous reviendrons sur ce déplacement de trichobothries accessoires d'un territoire à un autre (cf. 895).

I. 3. Conclusions

La définition et la description des caractères utilisés par le taxonomiste d'Arthropodes n'acquièrent leur véritable signification que si l'ontogenèse de l'animal étudié est parfaitement connue. surtout si ces caractères appartiennent à la chaetotaxie et à la trichobothriotaxie en particulier.

Chaque trichobothrie est un organe idionymique c'est-à-dire possédant une autonomie morphogénétique ; son inscription dans le génome porte à la fois sur sa structure et sur sa réalisation dans le temps ontogénétique. La création de sigles propres à chaque trichobothrie est une conséquence de cette idionymie.

Chez les Scorpions, les trichobothries apparaissent toutes ensemble dans le premier stade nymphaire et persistent sans changement jusqu'au stade adulte. La trichobothriotaxie, c'est-à-dire l'arrangement (nombre et position) de l'ensemble des trichobothries, ne se modifie pas au cours du développement postembryonnaire. La trichobothriotaxie des Scorpions est un bon exemple d'invariance ontogénétique.

L'étude comparée des trichobothriotaxies chez les Scorpions met en évidence l'existence de trois types qualifiés d'orthobothriotaxiques, possédant chacun un nombre fixe de trichohothries appelées fondamentales. C'est à partir de ces trois types que se réalisent des néohothriotaxies minorantes ou majorantes, soit par diminution, soit par augmentation du nombre de trichohothries.

Les notions d'eustasie, de synchronie, de diachronie, de retard, d'arrêt dans le développement des trichobothries, l'existence de processus multipliant les cellules trichobothriogènes (néobothrichie) permettent de mieux comprendre, voire de mieux expliquer, les variations que présente la trichobothriotaxie chez les Arachnides.

II. LA TRICHOBOTHRIOTAXIE EN ARACHNOLOGIE

II. 1. Structure et rôle des trichobothries

C'est F. Dahl qui, en 1883 [**6**], décrivit une trichobothrie à laquelle il donna le nom de poil auditif (Hörhaare). C'est un organe complexe constitué d'une longue soie, fine et cylindrique, très mobile, s'insérant au fond de deux cupules superposées, la première s'ouvrant à l'extérieur et l'autre en dessous, à l'intérieur de l'hypoderme. En 1911 [**9**], pour la première fois, le terme de trichobothrie fut introduit par F. Dahl dans la littérature arachnidienne.

Nous ne saurions, dans ce travail, citer toutes les recherches relatives à la structure et aux rôles des trichobothries chez les Arachnides.

Chez les Pseudoscorpions, si l'on tient compte des dessins publiés par J. C. Chamberlin en 1931 [**5**], il apparaît que la soie trichobothriale s'insère au fond d'une seule cupule. Quelques essais entrepris au microscope à balayage nous ont prouvé qu'il en est ainsi mais que la soie, à l'intérieur de la cupule, s'élargit en une sorte d'anneau sub-basal avant son insertion. Les parois de la cupule, tout au moins chez l'espèce que nous avons photographiée, sont lisses (*Neobisium caporiaccoi*).

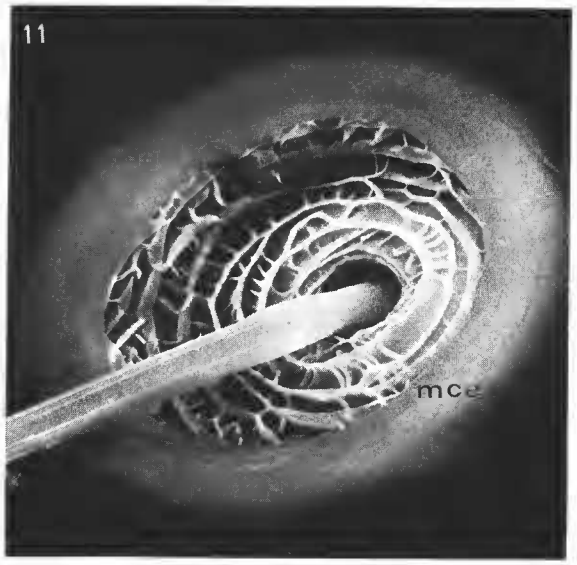
En 1888 [**101**], W. Wagner décrivant la trichobothrie d'Araignée parle de trois cupules superposées et non de deux comme l'avait indiqué F. Dahl. Ce fait a été vérifié en 1969 [**12**] chez les Gastéracanthes par M. Emerit. Cet auteur souligne que, dans leur ensemble, les trichobothries des Araignées ressemblent beaucoup à celles des Scorpions étudiés par C. Hoffmann en 1967 [**41**]. Chez *Euscorpius carpathicus*, la trichobothrie comporte :

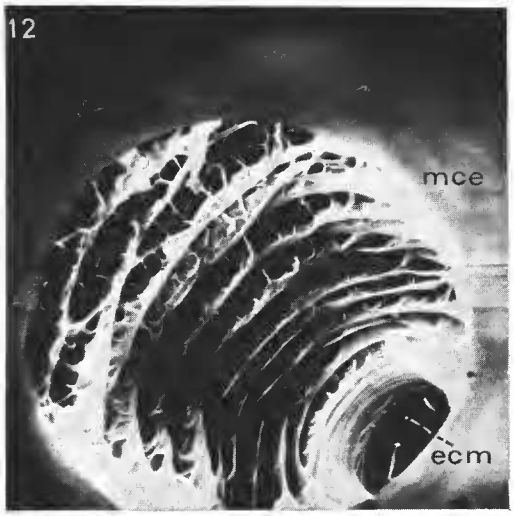
« Trois cupules une externe à paroi interne portant des bourrelets excentriques disposés autour de la soie, une cupule moyenne qui s'ouvre dans le fond de la cupule externe par un orifice limité par trois ou quatre bourrelets, formant un feuilletage très développé sur les coupes transversales. Une capsule interne est emboitée dans la cupule moyenne, ayant avec elle un fond commun ; elle est membraneuse et son plafond forme un diaphragme sur lequel s'insère le radix du poil qui reçoit une dendrite recourbée longitudinalement. De plus, il existe pour chaque trichobothrie un plan de symétrie, plan selon lequel la soie décrit des oscillations préférentielles de grande amplitude »

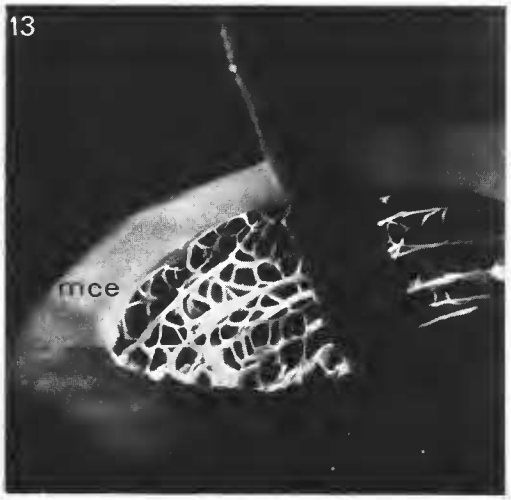
[**12**, 1969 : 106 ; **13**, 1972 : 54].

Personnellement, nous n'avons pas fait de recherches sur la structure des trichobothries chez les Scorpions. Néanmoins, nous jugeons utile de fournir quelques photographies prises au microscope à balayage montrant la structure réticulaire de la cupule externe. Cette structure varie selon les espèces ; elle est plus simple chez les Buthidae (fig. 11) que chez les Chactidae (fig. 13) dont la figure 14 montre la complexité du réseau de bourrelets.

A propos des Acariens Endéostigmates, F. Grandjean [**22**, 1939] parle de trichobothries mais insiste surtout sur les toxobothries (*toxos*, arc et *bothrios*, fossette). Une toxobothrie possède un poil en forme de faucille plus ou moins renflée s'implantant au fond d'une cavité cylindrique, large et peu profonde. Comme chez les autres Arachnides, la trichobothrie est munie d'un poil long et fin, souvent cilié. C'est, à notre avis, la seule particularité per-







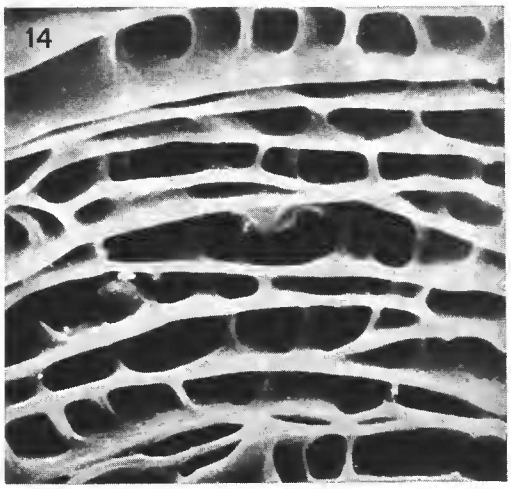


Fig. 11-14. — Trichobothries de Scorpions vues au microscope à balayage. 11 : Trichobothries du doigt fixe de la première nymphe de *Buthotus minax occidentalis* (Buthidae) ; phot. R. Stockmann, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris, (×1650) montrant la soie, la margelle *mce* et le réseau intérieur de la eupule externe. 12 : Trichobothrie V_5 du tibia d'un adulte d'*Euscorpius carpathicus* (Chaetidae) ; phot. M. Vachon et Z. Massoud, Laboratoire d'Écologie du Muséum, Brunoy (×1500) ; l'absence de la soie permet d'apercevoir l'entrée, *ecm*, de la cupule médiane. 13 : Trichobothrie V_7 du tibia, même spécimen ; phot. M. Vachon et Z. Massoud (×1400) montrant la soie, la margelle *mce* et le réseau interne de la eupule externe dont une partie est donnée dans la figure 14 (×7200).

mettant de distinguer les trichobothries (*trichos*, soie et *bothrios*, fossette) parmi tous les organes mécanoréceptеurs possédant une capsule d'insertion caractérisée et qui, chez les Acariens, sont groupés sous le nom de soies pseudostigmatiques par M. André [**1**, 1949].

La bothridie est la partie essentielle de la trichobothrie que le morphologiste peut facilement découvrir ; elle se reconnaît facilement à l'épaississement annulaire de la cupule externe dont l'entrée, circulaire, ressemble à la margelle d'un puits (*mce*, fig. 11, 12 et 13) au fond duquel s'ouvre la cupule moyenne de diamètre plus réduit (*ecm*, fig. 12) ; cette margelle est souvent appelée aréole d'insertion de la trichobothrie.

Quoi qu'il en soit, il semble certain que les trichobothries ont une fonction auditive, c'est-à-dire jouent le rôle de détecteurs de vibrations ainsi que le pensait F. Dahl [**6**, 1883]. Pour F. Grandjean, qu'il s'agisse de trichobothrie ou de toxobothrie, l'organe essentiel est la bothridie :

« ... l'air qu'elle contient doit vibrer, en synchronisme avec les parois et avec le tremblement transversal du poil. Par un nerf, en connexion avec la racine du poil, se transmettrait la sensation. Chez les Oribates, dont les trichobothries atteignent, dans toute la classe des Arachnides, leur plus haut degré de perfectionnement, les bothridies peuvent être cloisonnées, concoïdes, spiralées même et très profondes. Ces formes s'accordent bien avec l'hypothèse d'une fonction auditive... mais les trichobothries ne peuvent capter, si elles sont bien des organes auditifs, que des ultrasons » [**22**, 1939 : 44].

Les travaux de C. Hoffmann [**41**, 1967] sur les trichobothries des Scorpions représentent une très importante contribution à la connaissance non seulement de la structure de ces organes sensoriels, mais aussi de leur fonction, étudiée selon des méthodes électro-physiologiques. Par rapport à l'axe du corps, la soie de chaque trichobothrie a son propre plan de mouvement lorsqu'elle se déplace sous l'impulsion d'une source quelconque de vibrations, pouvant être un simple courant d'air. Grâce à ses trichobothries, le Scorpion peut donc connaître la direction des ondes des vibrations provenant jusqu'à lui.

A la suite d'observations faites sur plusieurs espèces de Scorpions appartenant aux genres *Androctonus*, *Buthus*, *Buthotus* et *Scorpio*, K. E. Linsenmair [**47**, 1968] considère que les trichobothries sont aussi des organes d'orientation spatiale pouvant être stimulés soit par les mouvements de l'air (par anémoménotactisme), soit par la position du soleil ou celle de la lune (par astrotactisme) [1].

II. 2. Les Arachnides porteurs de trichobothries

Dans son travail de 1911 [**9**], F. Dahl propose un classement des Arachnides selon qu'ils possèdent ou non des trichobothries. Les Solifuges, les Opilions et les Ricinules (dont il ne parle pas) ne portent aucune trichobothrie, alors que tous les autres ordres d'Arachnides en possèdent. Chez les Araignées, tous les appendices (sauf les chélicères) possèdent des trichobothries ; le corps n'en porte jamais. Chez les Scorpions et les Pseudoscorpions, les pattes-mâchoires ont des trichobothries. Les autres appendices et le corps n'en possèdent pas. Chez les Pédipalpes, les trichobothries, peu nombreuses, n'existent que sur les

1. Le terme de radar, souvent employé dans les travaux de vulgarisation à propos des trichobothries des Scorpions, ne saurait convenir. La trichobothrie est, certainement, un récepteur d'infra- ou d'ultrasons, mais sa fonction émettrice n'a pas encore été mise en évidence.

basitarses ou la patelle des pattes ambulatoires alors que chez les Acariens, seul le corps en porte.

Ce tableau doit être modifié, certains Acariens portant des trichobothries pédieuses. F. Grandjean [**28**, 1943] précise que si les trichobothries des pattes, à la différence de celles du prodorsum, sont exceptionnelles, elles n'en existent pas moins chez de nombreux genres.

En résumé, les Arachnides porteurs de trichobothries (trichobothriophores) sont les Araignées, les Scorpions, les Pseudoscorpions, les Pédipalpes et les Acariens.

II. 3. État actuel des recherches sur la trichobothriotaxie en Arachnologie

Parmi tous les ordres d'Arachnides trichobothriophores, seuls les Araignées, les Pseudoscorpions et les Scorpions ont fait l'objet de recherches spécialisées.

Certes, chez les Acariens, les trichobothries ont été bien étudiées, mais les résultats restent inclus dans ceux fournis par la chaetotaxie. De plus, les Acariens sont très nombreux, d'origine polyphylétique certaine, et nous ne sommes pas Acarologue. Aussi, préférons-nous parler des trois ordres chez lesquels nous avons fait maintes recherches personnelles : les Araignées, les Pseudoscorpions et les Scorpions.

II. 3. 1. **Araignées**

C'est à F. Dahl que revient le mérite d'avoir attiré l'attention des spécialistes sur les trichobothries (poils auditifs) et sur le rôle qu'elles devraient jouer en Systématique [**6**, 1883]. En 1904 [**7**], il donne un tableau de détermination des sous-ordres d'Araignées en utilisant, parmi les caractères choisis, l'absence ou la présence de trichobothries tarsales aux pattes ambulatoires, ainsi que leur nombre. Il revient sur cette classification en 1906 [**8**] et en 1911 [**9**].

Les Oligotrichiae réunissent dix-huit familles chez lesquelles le tarse est privé de trichobothries, le métatarse en possédant soit une, soit deux, soit une rangée. Les Polytrichiae, au contraire, groupent 16 familles dont le tarse possède au moins une trichobothrie mais le plus souvent une ou deux rangées. A l'intérieur de ces deux sous-ordres, F. Dahl utilise encore les trichobothries des métatarses et des tibias pour séparer entre eux certains groupes de familles.

Les propositions de F. Dahl n'éveillent que peu d'attention chez ses collègues classificateurs. L'un d'eux, H. J. Hansen, s'oppose en 1917 [**39**] à l'emploi de la trichobothriotaxie et avance, pour justifier son opposition, des arguments sérieux, dont les variations numériques nombreuses qu'elle présente.

En 1941, les recherches d'A. Holm sur le développement embryonnaire et postembryonnaire des Araignées redonnent un nouvel essor à la trichobothriotaxie, celle-ci ayant été établie dès le premier stade nymphaire chez de nombreuses familles [**42**, 1940]. Nous avons, nous-même, cherché à compléter les remarquables résultats obtenus par notre collègue suédois en publiant plusieurs notes ayant trait au développement postembryonnaire des Orthognathes [**84**, 1958], des Pholcidae [**89**, 1965], des Agelenidae [**95**, 1971], notes dans

lesquelles nous avons proposé des formules simples destinées à préciser le nombre et la disposition des trichobothries, article par article et stase par stase. M. Emerit a confirmé nos résultats et ceux d'A. Holm chez les Gastéracanthes [**10**, 1964] : le nombre des trichobothries augmente de stase en stase et cette augmentation varie beaucoup en importance selon les familles. La variance ontogénétique de la trichobothriotaxie est donc certaine chez les Gastéracanthes ; nous l'avions déjà soulignée, sans la nommer, chez les Orthognathes Heptathelidae [**84**, 1958]. Chez les Pholcidae, par contre [**89**, 1965], chez lesquels le nombre des trichobothries des pattes ambulatoires est très réduit, s'il y a variance pour le tibia, la seule trichobothrie protonymphaire du basitarse se retrouve chez l'adulte. On peut parler, pour cet article, d'une trichobothriotaxie ontogénétiquement invariante.

En résumé, la trichobothriotaxie, chez les Araignées, doit et peut avoir un rôle important en systématique : les travaux de H. Wiehle [**102**, 1956 ; **103**, 1960], de P. T. Lehtinen [**46**, 1967] le prouvent. Toutefois, à notre avis, ce rôle ne sera démontré que si les recherches sur la trichobothriotaxie sont poursuivies dans le plus grand nombre possible de familles, ce qui représente un énorme travail d'élevage et d'observations minutieuses ; la thèse de M. Emerit en est un très bon exemple [**12**, 1969]. De plus, et nous en sommes convaincu, *tant qu'une nomenclature trichobothriale ne sera pas établie chez les Araignées, la trichobothriotaxie restera un instrument peu commode dans les recherches de systématique et de phylogénie.*

II. 3. 2. **Pseudoscorpions**

C'est chez les Pseudoscorpions que la trichobothriotaxie révèle sa valeur avec le plus d'éclat. Cela résulte de ce que J. C. Chamberlin eut l'idée géniale, en 1924 [**4**], de nommer chaque trichobothrie et de situer chacune d'entre elles dans trois séries ; la première existant sur le doigt mobile de la pince de la patte-mâchoire, la seconde sur la face externe du doigt fixe de cette même pince, la troisième sur la face interne de ce même doigt. Certes, le nombre peu élevé de trichobothries (12 au total, toutes situées sur la pince de la patte-mâchoire) rendait possible un tel classement et favorisait l'établissement d'une nomenclature. Mais il fallait y penser et c'est là le très grand mérite de ce spécialiste américain.

Cette nomenclature, simple, est maintenant universellement adoptée. Elle a permis un essor considérable de la classification en suscitant la découverte de très nombreux caractères tirés de la position réciproque de diverses trichobothries, ces caractères, jusqu'alors ignorés, ayant une grande valeur taxonomique, aussi bien pour la distinction des familles que pour celle des genres et souvent des espèces.

C'est parce que les trichobothries pouvaient être nommées de manière précise chez l'adulte que nous avons pu les étudier chez les formes immatures dès 1934 [**65**] et exposer la loi permettant de reconnaître, sans aucun risque d'erreur, l'âge d'un Pseudoscorpion non adulte. Cette loi n'a jamais été contredite [**73**, 1947], et nous a conduit à l'établissement de formules précisant l'ordre d'apparition des trichobothries au cours du développement postembryonnaire [**86**, 1964].

Dans le chapitre I de notre travail (I. 2. 3.), nous proposons de compléter la nomenclature classique, statique, établie par J. C. Chamberlin, chaque trichobothrie ayant un sigle précisant non seulement sa position spatiale, mais aussi sa position dans le temps ontogénétique, c'est-à-dire sa date de naissance.

Cette modification n'a pas pour but d'éliminer la nomenclature classique de J. C. Chamberlin qui doit rester l'instrument essentiel des taxonomistes mais de proposer aux phylogénéticiens une nomenclature dynamique pouvant rendre de grands services. Car de nombreux travaux sont maintenant effectués dans ce domaine de recherches. Parmi eux, nous pouvons en retenir quelques-uns : ceux de P. D. Gabbutt sur la détermination des Pseudoscorpions immatures de la faune britannique [**16**, 1969], sur la dynamique de la trichobothriotaxie [**14** et **15**, 1969], et ceux de Vitali di Castri sur le rôle de la trichobothriotaxie dans le classement des genres et des espèces de la famille des Cheiridiidae [**98**, 1965 ; **99**, 1966 ; **100**, 1969], et de ceux de la famille des Vachoniidae [**97**, 1963].

Tous ces travaux visent à donner une meilleure explication des phénomènes évolutifs chez les Pseudoscorpions et à utiliser en Systématique actuelle le dynamisme de la ou des phylogenèses. Nous sommes convaincu que, sans nomenclature, de telles recherches n'auraient pu être entreprises.

II. 3. 3. **Scorpions**

Les trichobothries, chez les Scorpions, ne se trouvent que sur le doigt fixe, la main des pinces, le tibia et le fémur des pattes-mâchoires. Ni les pattes ambulatoires ni le corps n'en portent [1].

Le premier stade du développement postembryonnaire, chez les Scorpions, est le stade larvaire. Les larves, dont les pattes ambulatoires se terminent par une ventouse [**49**, 1949], ne se nourrissent pas ; elles restent sur le dos de leur mère avant de muer et de se transformer en première nymphe. Le corps et les appendices de la larve portent des soies particulières, peu nombreuses, réparties métamériquement ; chez *Ischnurus ochropus* (Scorpionidae) où nous les avons signalées [**77**, 1950], ces soies possèdent une collerette à leur base et prennent insertion sur une vésicule à structure complexe ; elles sont éliminées à la première exuviation postnatale. C'est au cours de la vie larvaire, ne durant que quelques jours, que les possibilités de régénération sont le plus développées [**82**, 1957]. Les trichobothries n'existent pas chez la larve, elles n'apparaissent que chez la protonymphe.

L'existence de trichobothries chez les Scorpions est connue depuis longtemps. E. Simon parle de points piligères qu'il utilise pour distinguer entre elles certaines espèces d'*Euscorpius* [**55**, 1872] ; F. Dahl, en 1883 [**6**], signala la présence de poils auditifs sur les articles des pattes-mâchoires des Scorpions. De nombreux taxonomistes, parmi lesquels R. I. Pocock [**53**, 1900] et K. Kraepelin [**43**, 1899 ; **44**, 1908] utilisent occasionnellement les trichobothries dans leurs clés de détermination des genres ou des espèces. En 1917 [**3**], A. Birula crée deux nouveaux sous-genres dans le genre *Euscorpius* (Chactidae) grâce à l'existence de 4 trichobothries ventrales à la main (s. g. *Tetratrichobothrius*) et de 6, 7, ou 8 trichobothries (s. g. *Polytrichobothrius*).

1. Tout au moins à notre connaissance. F. Werner *in* Bronns-Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5 (4), Buch 6, 1935, signale que les jeunes Scorpions ont des trichobothries caudales. Dans un travail récent, E. Newlands (1972, *Kœdoe*, Pretoria, **15** : 37-48) parle de trichobothries caudales chez les adultes, dans les genres *Hadogenes* et *Chetoctonus* (Scorpionidae).

Nous espérons étudier ces trichobothries, dont l'existence nous paraît problématique, à l'aide du microscope électronique à balayage.

Bien qu'aucun de nos prédécesseurs n'ait songé à créer une nomenclature trichobothriale, il importe de souligner les essais faits dans ce but par K. Kraepelin en 1912 [**45**]. Dans ce travail relatif aux espèces des genres *Chactas* et *Teuthraustes* (Chactidae), il donne des figures précisant la position des trichobothries de la face ventrale de la main ; trichobothries qu'il désigne par les lettres *a* à *f*. Une trichobothrie lui paraît exceptionnelle : il la nomme x (*loc. cit.*, fig. 4, 5, 7). C'est, à notre connaissance, le début d'une étude précise des caractères tirés de la trichobothriotaxie, étude que, malheureusement, K. Kraepelin n'étendit pas aux autres genres de la famille des Chactidae. Rappelons que c'est dans ce travail que pour la première fois il est question d'émigration de trichobothrie (cf. p. 941, fig. 220-223).

En 1940 [**68**], nous avons attiré l'attention des Scorpiologues sur l'importance des documents fournis par la disposition des trichobothries, leur nombre, et donné des figures précisant leur position chez certains représentants des Buthidae, des Chactidae, des Chaerilidae et des Scorpionidae. C'est seulement en 1948 [**75**] que nous avons proposé, pour la première fois, une nomenclature trichobothriale convenant à la famille des Buthidae. En 1950, nous avons mentionné le nombre et le nom des trichobothries chez *Scorpio maurus* (Scorpionidae) [**76** : 162], et chez *Euscorpius flavicaudis* (Chactidae) [**76** : 190-193].

L'étude ultérieure de représentants des familles autres que celles des Buthidae nous a conduit à la conclusion suivante :

« On peut concevoir, pour l'ensemble des Scorpions, un plan général dans la distribution des trichobothries dont on peut tirer les dispositions constatées dans les diverses familles et les divers genres » [**81**, 1953 : 472].

La découverte de ce plan s'est faite progressivement en tenant compte des espèces et genres nouveaux étudiés au cours de nos recherches. En 1962 [**85**], nous avons mis au point la trichobothriotaxie des *Euscorpius* (Chactidae), celles des genres *Nebo* (Diplocentridae) et *Hemiscorpion* (Scorpionidae) en 1965 [**87**], et celle des genres *Chaerilomma* (Chactidae) et *Iurus* (Vaejovidae) en 1966 [**90**].

Divers spécialistes commencèrent alors à utiliser nos sigles : San Martin [**54**, 1963], chez *Bothriurus* (Bothriuridae), R. P. Sreenivasa-Reddy [**56**, 1967 ; **57** et **58**, 1968], chez *Iomachus* (Scorpionidae), E. Maury [**48**, 1968], chez *Bothriurus*, R. W. Mitchell [**50**, 1968 ; **51**, 1971], chez *Typhlochactas* (Chactidae). De notre côté, nos recherches sur les Buthidae nous amenèrent à modifier les sigles des trichobothries externes du tibia des *Isometrus* [**91**, 1969 ; **93**, 1972].

II. 4. Les diverses nomenclatures trichobothriales chez les Scorpions

Il est certain que les modifications successives de notre nomenclature trichobothriale gênèrent les recherches de certains spécialistes. C'est la raison profonde — nous le supposons tout au moins — qui poussa notre collègue américain H. L. Stahnke à créer une nouvelle nomenclature en 1967 [**59**] et à utiliser d'autres sigles que ceux que nous avions proposés en 1948. Mais, comme nous, H. L. Stahnke fut, en 1970 [**61**], en 1972 [**63**] amené, lui aussi, à la suite de ses observations personnelles à changer certains de ses sigles et ses schémas trichobothriotaxiques (fig. 28, 51 et 52).

Les nomenclatures proposées par H. L. Stahnke ont été récemment utilisées par M. A. Gonzales Sponga dans ses diagnoses de nouvelles espèces de *Tityus* (Buthidae) [**18**, 1972], et de *Chactas* (Chactidae) [**19**, 1972] ; ses sigles, identiques à ceux de H. L. Stahnke, ne désignent pas toujours les mêmes trichobothries (tabl., p. 912).

Dans leur très belle étude des espèces de Vaejovidae [1] que nous avons reçue pendant l'impression de notre travail, W. Gertsch et M. Soleglad [**17**, 1972] fournissent de très importants documents relatifs à la trichobothriotaxie des genres *Vejovis*, *Uroctonus* et *Hadrurus*. Nos deux collègues américains nous ont fait l'honneur d'utiliser certains de nos sigles : « The nomenclature for the surfaces of the pedipalps and the position of the trichobothria is essentially that of Vachon » [**17** : 559]. Nous devons cependant observer que certains de nos sigles (Et_1 à Et_5) sont numérotés dans le sens opposé à celui que nous avons choisi, d'autres sont éliminés et remplacés. Cette remarque est de peu d'importance. Le reproche essentiel que nous pouvons faire à cette nomenclature, sur laquelle nous reviendrons lors de notre révision de la famille des Vaejovidae, est que, selon les espèces, certaines trichobothries, que nous considérons comme homologues, portent des sigles différents. Il ne fait aucun doute, pour nous, que les 2 trichobothries dorsales de la main d'un *Uroctonus mordax* [**17**] (fig. 40), nommées par ces auteurs Eb_1 et Db, correspondent à celles appelées Db_1 et Db_2 chez *Uroctonus grahami* [**17**] (fig. 52). Ces 2 trichobothries sont celles qui, dans notre nomenclature, chez toutes les espèces de Vaejovidae ont pour sigles Db et Dt (fig. 148, 157, 160 et 163).

En définitive, *la notion de base que nous défendons et proposons dans notre conception même de la nomenclature : l'invariabilité des sigles, n'est pas admise par nos collègues américains.*

II. 5. Conclusions

A l'heure actuelle, la trichobothriotaxie de trois ordres d'Arachnides a été particulièrement étudiée. Chez les Araignées, aucune nomenclature trichobothriale n'existe. Chez les Pseudoscorpions, tous les spécialistes utilisent avec grand succès les sigles composant la seule nomenclature existante : celle de J. C. Chamberlin. Par contre, plusieurs nomenclatures trichobothriales ont été proposées chez les Scorpions et des sigles différents désignent les mêmes trichobothries. Une telle situation nuit considérablement à l'utilisation des documents fournis par la trichobothriotaxie.

Nous sommes de l'avis de H. L. Stahnke lorsqu'il affirme, à propos de l'existence de nomenclatures différentes en une même spécialité :

« Systematists of the order Scorpionida are not only guilty of this type of deviation but, with an increasing interest in the area, scorpiologists and parascorpiologists are creating a Tower of Babel of the own » [**61**, 1970 : 297].

Créer une nomenclature pouvant s'adapter à toutes les combinaisons trichobothriotaxiques observées dans l'ordre entier des Scorpions est une affaire sérieuse qui demande

1. Nous utilisons maintenant le terme de Vaejovidae et non celui de Vejovidae, à la suite de la mise au point de H. L. Stahnke [**64**, 1972]. (Voir note infrapaginale, p. 915.)

beaucoup de temps et de patience. Les documents que nous utilisons dans ce travail proviennent des résultats comparés de 150 000 observations faites sur des spécimens de tous âges appartenant à tous les genres mondiaux de Scorpions, à quelques exceptions près.

Nous fournissons aujourd'hui les explications que sont en droit de demander les spécialistes, permettant de fixer leur choix, d'adopter ou de ne pas adopter la nomenclature uniformisée que nous proposons et qui repose essentiellement sur deux notions fondamentales : celle de l'invariabilité des sigles et celle de l'invariance ontogénétique de la trichobothriotaxie chez les Scorpions.

III. ÉTABLISSEMENT D'UNE NOMENCLATURE TRICHOBOTHRIALE POUVANT CONVENIR A L'ENSEMBLE DES SCORPIONS

III. 1. Remarques préliminaires

C'est en comparant les trichobothriotaxies des nymphes et des adultes des Pseudoscorpions et des Scorpions que nous avons conçu l'existence de séries ayant un développement autonome et dont la nomenclature doit traduire la personnalité. Certes, la reconnaissance de telle ou telle série de trichobothries est d'ordre subjectif ; chaque taxonomiste « dissèque » la trichobothriotaxie et établit « sa » nomenclature selon ses propres conceptions. C'est la raison pour laquelle, les nomenclatures créées par H. L. Stahnke, W. Gertsch et M. Soleglad diffèrent entre elles et ne ressemblent pas à celle que nous proposons aujourd'hui.

Aussi, avant de décrire les diverses trichobothriotaxies que nous avons rencontrées chez les Scorpions, il est indispensable de préciser les notions de base, les principes sur lesquels repose notre nomenclature afin qu'elle puisse jouer son véritable rôle quels que soient les familles et les genres considérés.

III. 2. Notion de sigle invariable

Le sigle est l'abréviation désignant une trichobothrie. Pour nos collègues américains, le sigle dépend de la position de la trichobothrie ; selon les genres et même les espèces, bien que le nombre des trichobothries soit constant pour un article donné, les sigles diffèrent. Chaque sigle précise une position et non une trichobothrie. Pour nous, il en est autrement ; le sigle appartient à la trichobothrie quelle que soit la position de celle-ci. L'invariabilité des sigles est l'une des bases essentielles de notre nomenclature.

Cette affirmation nous a été imposée :

1. par l'existence de séries où les trichobothries sont en nombre constant et non en position constante ;

2. par l'existence de changements de position permettant à certaines trichobothries, sans que le nombre total ne change, de passer d'une série à une autre, d'un territoire à un autre.

De nombreuses preuves en seront données au cours de notre travail. Depuis 25 ans, notre but a été de mettre en évidence l'invariabilité des sigles, c'est-à-dire de donner à chaque trichobothrie un nom qui lui appartienne et qui soit indépendant de la position spatiale.

Les documents que nous fournissons aujourd'hui permettront aux spécialistes de décider si nous avons réussi ou échoué dans une tentative faite dans le but de créer un langage uniforme.

III. 3. Notion de sériation

La sériation des soies est courante en Arachnologie comme d'ailleurs en Arthropodologie. F. Grandjean [**36**], en 1958, a montré chez certains Acariens que dès le premier stade nymphaire les poils se groupent en rangées, que leur nombre augmente de stade en stade selon un déterminisme précis. Aussi peut-on affirmer que chaque poil, bien qu'il dépende des autres, peut être localisé avec sûreté dans ladite rangée ; sa place est définie une fois pour toutes et les déplacements que l'on peut observer suivent les lois de la croissance générale de l'article qui les porte.

Ces remarques importantes ont été reprises et complétées par M. Emerit dans sa remarquable monographie des Araignées Gastéracanthes, où l'existence de séries trichobothriales est confirmée par l'étude de l'innervation :

« Dans le cas d'une rangée simple de trichobothries, le nerf mécanorécepteur est pratiquement individualisé sur tout son trajet, qui suit la ligne des cupules » [**13**, 1972 : 48].

Nous ne connaissons pas encore de quelle manière se divise le nerf mécanorécepteur desservant les séries de trichobothries des Scorpions. De ce fait — que nous regrettons — nous ne pouvons confirmer anatomiquement la valeur de la sériation. De toute manière, la notion de série, même ne comprenant qu'une seule trichobothrie (ce qui est rare), s'est révélée extrêmement féconde dans les recherches de phylogénie. Cette raison nous permet de considérer l'existence de séries comme l'un des éléments essentiels servant à établir une nomenclature trichohothriale.

Chez les Scorpions, nous distinguons 13 séries de trichobothries dont la composition sera précisée en III. 6., p. 899.

Trois séries pour le fémur : une interne, une dorsale et une externe. Il n'y a jamais de trichobothries ventrales.

Quatre séries pour le tibia : une interne, une dorsale, une externe et une ventrale.

Trois séries pour le doigt fixe : une externe, une dorsale et une interne. Il n'y a jamais de trichobothries sur le doigt mobile.

Trois séries pour la main : une externe, une dorsale et une ventrale. Il n'y a jamais de trichobothries sur la face interne de la main.

III. 4. Notion de territoires trichobothriaux

Cette notion ne s'oppose pas à celle de la série, elle la complète ; elle s'est imposée à nous après l'étude comparée de la répartition des trichobothries portées par la face interne du tibia, dans l'ensemble des genres actuellement reconnus. Dans de nombreux cas, le nombre des trichobothries portées par cette face est élevé. Leur répartition ne permet pas de les groupcr et de les répartir en territoires (fig. 108, 109).

Un fait, cependant, a retenu notre attention ; chez les Diplocentridae, les Scorpionidae, les Chactidae, les Vaejovidae et les Bothriuridae, il existe au moins un genre (ou plusieurs) où les espèces portent toutes 19 trichobothries tibiales : une interne, 2 dorsales,

13 externes et 3 ventrales. Les 13 trichobothries de la face externe du tibia se retrouvent donc dans toutes les familles ; c'est un nombre constant que nous considérons comme fondamental.

Ces 13 trichobothries peuvent être facilement réparties en 5 territoires dont nous donnerons les sigles et la composition en III. 6., p. 900. Aussi avons-nous étendu cette notion de 5 territoires à la famille des Buthidae et à celle des Chaerilidae qui ne portent que 7 trichobothries sur la face externe du tibia. Ainsi se trouve donc généralisée à l'ensemble des Scorpions l'existence de 5 territoires, face externe du tibia (fig. 24).

Cette notion de territoire est-elle, comme celle de la série, une simple vue de l'esprit puisque nous ne pouvons en apporter aucune preuve anatomique ? Chez les Araignées, M. Emerit parle de « damiers trichobothriaux » (ce qui, dans une certaine mesure, correspond à nos territoires) et dit à leur sujet :

« Dans le cas d'un damier de trichobothries, le nerf se résout partiellement en un faisceau de fibres qui vont aux diverses cupules. Cela se traduit par l'apparition de bandelettes d'hypoderme épaissi, au sein duquel circulent de nombreuses neurofibrilles et où se voient de nombreux noyaux volumineux, des neurones de relais » [**13**, 1972 : 49].

Il est cependant nécessaire de préciser que la distinction des territoires de la face externe du tibia, de grande importance systématique, est le problème le plus difficile à résoudre en nomenclature trichobothriale. Si un spécialiste accepte ou refuse l'existence des territoires que nous proposons, il doit donner un dessin précisant la répartition des trichobothries de cette face. C'est le cas de notre collègue argentin, E. Maury, qui, chez les Bothriuridae (famille dont il a entrepris la révision), reconnaît 7 territoires sur la face externe du tibia [1].

En ce qui nous concerne, la distinction de ces territoires repose sur la présence des trichobothries : et_1, est_1, esb_1 dont la position constante permet de délimiter, dans une certaine mesure, les frontières de chaque territoire (fig. 24, 76 à 90). Nous attirons l'attention sur la petite trichobothrie esb_2 dont nous venons de parler ci-dessus. Toutes ces trichobothries ont été qualifiées de « trichobothries-pilotes ».

III. 5. Notions de stabilité, de déplacement et d'émigration de trichobothries fondamentales

Les trichobothries fondamentales, définies p. 876, sont en nombre fixe dans chacun des 3 types existant chez les Scorpions (IV, p. 906). Cette constance numérique permet de leur donner un sigle personnel, invariable. Ainsi nommées, il est facile de les reconnaître et d'en étudier la répartition.

Les milliers d'observations que nous avons faites, soit sur une même espèce au cours de sa croissance, soit sur des spécimens appartenant à une même population spécifique, soit sur des espèces concernant des genres et des familles différents nous ont conduit aux résultats suivants qu'il importe de mettre en évidence dès maintenant.

Chez un même spécimen, il arrive parfois qu'une trichobothrie varie de position selon qu'il s'agit de la patte-mâchoire droite ou gauche. Cette variation, certes, est de peu d'ampli-

1. Maury, E. A., et P. San Martin, 1973 : Revalidacion del genero *Timogenes* Simon, 1880 (Scorpiones, Bothriuridae). *Physis*, Buenos-Aires, **32** (84) : 129-140.

tude, mais elle existe (cf. fig. 37, relative à la variation de la trichobothrie *esb* de la pince d'*Anomalobuthus rickmersi*, Buthidae).

L'examen de spécimens appartenant à une même population spécifique conduit à la même constatation : une trichobothrie fondamentale, dans le cadre de l'espèce, se « déplace » dans un microterritoire que la statistique permet de délimiter (voir fig. 218, indiquant la variation de position de la trichobothrie esb_1 du tibia de *Iurus dufoureius*, Vaejovidae). Nous reviendrons, ultérieurement, sur ces variations individuelles, souvent unilatérales car elles ont une conséquence pratique importante : *ne pas donner aux diagrammes la valeur d'une figure géométrique, spécifiquement définie, constante et invariable. Le diagramme, d'après notre conception, est un « moyen » permettant de mieux décrire une trichobothriotaxie ; il ne faut l'utiliser qu'avec prudence et après l'avoir soumis au contrôle de la statistique* (cf. III. 6. 1. p. 899).

Les variations topographiques présentées par une même trichobothrie fondamentale dans les différents genres d'une même famille sont souvent très importantes ; elles ne peuvent être envisagées et discutées que dans le domaine de la phylogenèse.

Il y a tout d'abord ce que nous appelons des « déplacements », c'est-à-dire des variations de position sur une même face de l'article et dans une même série. Il suffit de regarder les figures 128 (*Heteroscorpion*), 131 (*Hemihoplopus*), 134 (*Liposoma*) où la trichobothrie *Dt* est située à la base de la main près de *Db*, 119 (*Ischnurus*), 122 (*Iomachus*), 125 (*Hadogenes*) où cette même trichobothrie se trouve au milieu de la main, 110 (*Hemiscorpion*) où elle est très distale, pour admettre qu'une même trichobothrie se déplace (phylogénétiquement parlant) au sein d'une même famille, ici celle des Scorpionidae. Ces déplacements atteignent leur amplitude maximum lorsque ladite trichobothrie quitte le territoire où elle « habite » normalement pour venir se placer dans un autre territoire : il s'agit là de ce que nous dénommons une « émigration ».

L'idée que certaines trichobothries fondamentales peuvent quitter leur emplacement normal pour aller se situer dans une autre série nous est venue en constatant ceci : il y a, chez les Scorpions de type C (p. 914), 3 trichobothries fondamentales (V_1, V_2, V_3) à la face ventrale du tibia et 13 à la face externe, soit un total de 16 pour ces deux faces (fig. 66 et 63). Chez *Caraboctonus* (Vaejovidae), la trichobothrie ventrale V_3 (fig. 145) est déplacée et vient se loger sur la face externe (fig. 139) ; il en est de même dans les genres : *Paruroctonus*, *Vaejovis* (fig. 138), *Syntropis* (fig. 140) où l'on compte non plus 13, mais 14 trichobothries externes. W. Gertsh et M. Soleglad ont indiqué cette émigration de V_3 (=*Vt*) chez *Uroctonus grahami* [**17**, fig. 56]. Chez *Iurus* (fig. 144), il n'y a qu'une seule trichobothrie ventrale V_1 ; mais sur la face externe (fig. 141), on en compte deux de plus, soit 15. La constance numérique de ces 16 trichobothries pour l'ensemble des deux faces (ventrale et externe) du tibia nous conduit à admettre que les deux trichobothries manquantes à la face ventrale ont émigré sur la face externe du tibia ; malgré le changement de position, elles doivent conserver leur sigle.

Quelques exemples empruntés aux Pseudoscorpions et aux Scorpions, réunis en un même ensemble de figures (fig. 15 à 19), illustrent la réalité de ces déplacements et de ces émigrations, non seulement d'une trichobothrie mais d'un couple de trichobothries fondamentales de la pince.

Chez les Pseudoscorpions, si l'on considère le couple de trichobothries *ib* (interne basale) et *isb* (interne suprabasale), on constate que la position de ce couple varie. Chez les Dithidae (fig. 17), il se trouve à la base de la main : position 1. Chez les Chthoniidae, ce couple se déplace

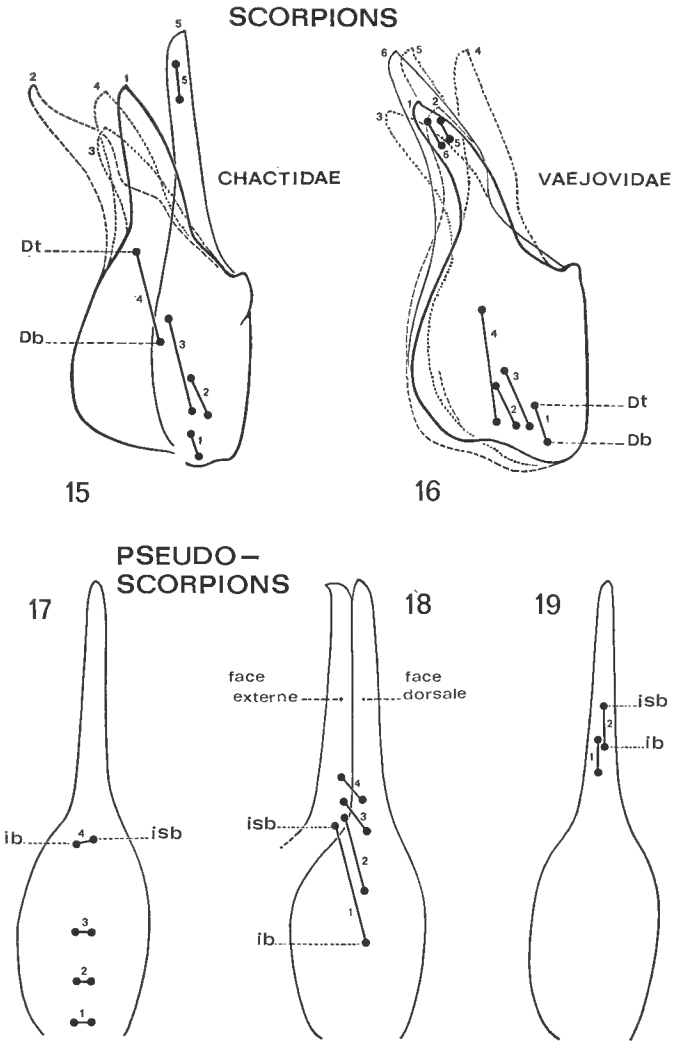


Fig. 15-19. — Exemples de déplacement et d'émigration d'un couple de trichobothries *Dt-Db* chez les Scorpions et *ib-isb* chez les Pseudoscorpions.

15 : 1, *Belisarius xambeui* ; 2, *Euscorpius flavicaudis* ; 3, *Broteochactas delicatus* ; 4, *Broteas gervaisi* ; 5, *Chactopis insignis*.

16 : 1, *Uroctonus mordax* ; 2, *Scorpiops hardwicki* ; 3, *Anuroctonus phaeodactylus* ; 4, *Vaejovis spinigenus* ; 5, *Hadruroides lunatus* ; 6, *Caraboctonus keyserlingi*.

17 : 1, *Ditha surinama* (Dithidae) ; 2, *Apochthonius moestus* (Chthoniidae) ; 3, *Chthonius ischnocheles* (Chthoniidae) ; 4, *Afrochthonius similis* (Chthoniidae).

18 : 1, *Nanobisium liberiense* (Neobisiidae) ; 2, *Microcreagrina maroccana* (Syarinidae) ; 3, *Hya minuta* (Ideoroncidae) ; 4, *Neobisium muscorum* (Neobisiidae).

19 : Garypidae, 1, *Geogarypus* (*G.*) *minor* ; 2, *Geogarypus* (*A.*) *impressus*.

de bas en haut et gagne la base du doigt fixe : positions 2, 3, 4 et 5. Chez les Neobisiidae (fig. 18), les 2 trichobothries sont relativement éloignées l'une de l'autre ; si *ib* est parfois sur le milieu de la main, elle gagne progressivement le doigt fixe : positions 2, 3 et 4. Chez les Garypidae (fig. 19), le couple *ib-isb* ne se trouve que sur le dos du doigt et *isb* atteint même le milieu de celui-ci (fig. 19 : position 2). Dans toutes les autres familles, *ib* et *isb* n'existent que sur la face interne du doigt fixe.

La nomenclature créée par J. C. Chamberlin chez les Pseudoscorpions [**4**, 1924] donne à chaque trichobothrie un sigle invariable quelles que soient les variations de position de celle-ci.

Le cas de la trichobothrie *isb* illustre parfaitement ce que nous venons de dire. Dans la très grande majorité des cas cette trichobothrie se trouve sur la face interne du doigt fixe (d'où son sigle originel : *isb*). Comme le montre la figure 18, *isb* est devenue externe chez les Neobisiidae. Cette émigration, pouvons-nous dire, est un des caractères propres à la famille des Neobisiidae et aucun spécialiste ne s'est jamais élevé contre cette manière de voir. Ainsi, chez les Pseudoscorpions, chaque trichobothrie est affectée à une série bien déterminée, et possède son sigle personnel qu'elle conserve même si (phylogénétiquement) elle change d'emplacement.

Chez les Scorpions, nous avons désiré obtenir la même stabilité pour les sigles trichobothriaux car, chez eux comme chez les Pseudoscorpions, des déplacements (phylogénétiques) de trichobothries existent. Nous prendrons comme exemples ceux affectant les 2 trichobothries de la série dorsale de la main : *Db* (dorsale basale) et *Dt* (dorsale terminale). La figure 15 indique la position de ces trichobothries chez divers genres de Chactidae : position 1 chez *Belisarius*, position 2 chez *Euscorpius*, position 3 chez *Broteochactas*, position 4 chez *Broteas* et position 5 chez *Chactopis*. On constate donc, pour ces trichobothries habituellement situées sur la main, une véritable émigration puisque chez *Chactopis* (fig. 15, position 5) elles se retrouvent sur le doigt. Nous pouvons logiquement admettre ces déplacements puisque lesdites trichobothries sont absentes à la base de la main et qu'il en existe 2 de plus sur le doigt fixe.

Des déplacements semblables se rencontrent aussi dans la famille des Buthidae ; les figures 37, 38 et 39 en donnent quelques exemples. Chez les Vaejovidae, la trichobothrie V_3 du tibia quitte cette face pour se placer sur la face externe (fig. 138, 139, 140) ; on compte alors 14 trichobothries au lieu de 13. Chez *Iurus*, il n'y a plus qu'une seule trichobothrie ventrale (fig. 144) et l'on en compte 15 sur la face externe (fig. 141) par suite de la présence de V_2 et V_3. Il en est de même chez *Calchas* (Chactidae) (fig. 214 et 215).

Dans sa révision de la sous-famille des Chactinae [**45**, 1912], K. Kraepelin désigne les 6 trichobothries de la face ventrale de la main d'un *Teuthraustes* par les lettres : *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* (fig. 222). Dans la figure 223, nous donnons cette disposition avec les sigles affectés à ces 6 trichobothries ; cela permet d'établir les équivalences suivantes : $a = Et_1$; $b = V_1$; $c = V_3$; $d = V_4$; $e = Eb_1$; $f = V_2$. Chez un *Broteochactas* (fig. 220), K. Kraepelin retrouve bien les 6 trichobothries mais constate que $f = V_2$ se trouve face interne du doigt. C'est ce que montre notre figure 221.

Nous reviendrons sur ce fait lors du classement des genres de la famille des Chactidae. Mais il était nécessaire, aujourd'hui, de signaler que, dès 1912, K. Kraepelin avait senti le besoin de nommer les trichobothries en leur attribuant un sigle (lettres de *a* à *f*) et qu'un sigle était indépendant de la position de la trichobothrie. Le terme de Herum-

rüeken [**45** : 51], utilisé par lui, souligne avec netteté cette notion de déplacement, de mouvement spatial c'est-à-dire d'émigration trichobothriale.

III. 6. Établissement d'une nomenclature trichobothriale uniforme et définition des sigles

Pour établir notre nomenclature et créer des sigles convenant à l'ensemble des Scorpions, nous utilisons dans les figures 21 à 27 une trichobothriotaxie synthétique comportant les 13 séries que nous avons admises et composées, chacune des trichobothries fondamentales existant chez l'une ou l'autre des sept familles de l'ordre des Scorpions.

III. 6. 1. **Sigles des trichobothries du fémur** (fig. 20)

Dans l'exposé des caractères propres à chaque série, nous utilisons souvent, non seulement pour le fémur mais aussi pour les autres articles, le terme de « diagramme » : c'est la figure géométrique obtenue en réunissant les différentes trichobothries par une ligne. Le dessin peut en être une ligne droite, une ligne brisée, ou même une sorte de polygone non fermé. Il est ainsi facile d'ordonner les trichobothries, de les compter (fig. 76 à 90). Si le nombre de trichobothries est peu élevé, le diagramme est simple : ligne droite ou brisée. On peut alors qualifier cette disposition de cosmiotaxique [1] comme le sont toutes les séries de la trichobothriotaxie synthétique que nous avons imaginée pour créer des sigles. Parfois, le nombre de trichobothries est élevé à tel point qu'un diagramme est irréalisable ; dans de tels cas (fig. 108, 109), on peut parler de disposition pléthotaxique [1].

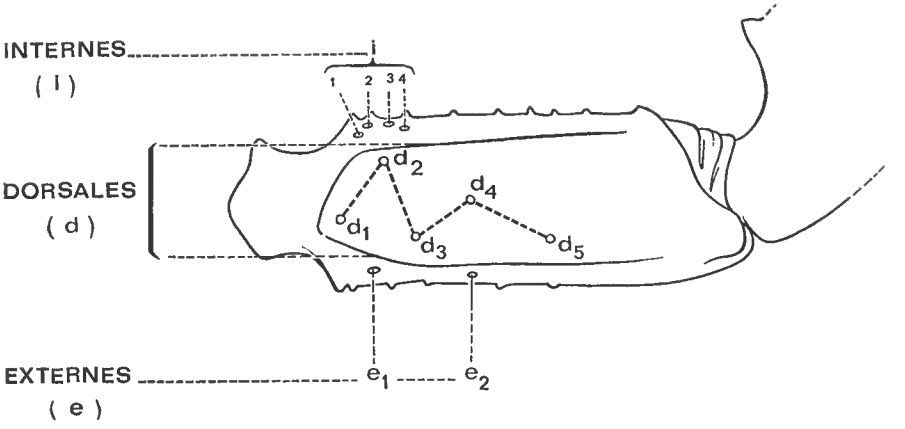


Fig. 20. — Sigles des trichobothries du fémur de la patte-mâchoire droite d'un Scorpion, vu dorsalement.

1. Les termes de cosmiotaxique (de *cosmios* : en bon ordre) et de pléthotaxique (de *plethos* : en désordre) ont été créés par F. Grandjean en 1965 [**37** : 715-716) et sont d'un emploi courant en Acarologie.

La figure 20 précise la position dans laquelle se trouve le fémur, permettant ainsi de reconnaître les 3 séries dont nous avons mentionné l'existence : interne, dorsale, externe.

La série interne se compose de 4 trichobothries dont le sigle commence toujours par la lettre i : i_1, i_2, i_3, i_4. Le diagramme de cette série représente un trapèze (fig. 40 à 43).

La série dorsale possède 5 trichobothries dont le sigle commence toujours par la lettre d ; elles sont numérotées en partant de la base de l'article : d_1, d_2, d_3, d_4, d_5. Le diagramme de cette série est une ligne brisée (fig. 20).

La série externe est composée de 4 trichobothries dont le sigle commence toujours par la lettre e : e_1, e_2, e_3, e_4, numérotées en partant de la base de l'article. Le diagramme est une ligne droite ou peu courbée.

Le fémur porte donc un total (théorique) de 13 trichobothries.

III. 6. 2. **Sigles des trichobothries du tibia** (fig. 21 à 24)

Les 4 faces du tibia portent des trichobothries.

La série interne (fig. 22) n'a qu'une seule trichobothrie : i.

La série dorsale (fig. 21) possède 5 trichobothries commençant par la lettre d : d_1, d_2, d_3, d_4, d_5. Le diagramme est une ligne brisée.

La série ventrale (fig. 23) porte 3 trichobothries, faciles à nommer en partant de la base de l'article : V_1, V_2, V_3.

La série externe (fig. 24) est la plus compliquée ; elle se compose de cinq territoires que nous considérons comme fondamentaux pour l'ensemble des Scorpions : *et* (externe terminal avec 3 trichobothries), *est* (externe subterminal avec une seule trichobothrie), *em* (externe médian avec 2 trichobothries), *esb* (externe suprabasal avec 2 trichobothries) et *b* (basal avec 5 trichobothries) [1]. Le nombre total des trichobothries est de treize pour cette série externe.

Le tibia porte un total (théorique) de 19 trichobothries.

III. 6. 3. **Sigles des trichobothries du doigt fixe** (fig. 25 et 27)

Tous les sigles désignant les trichobothries du doigt fixe débutent par une petite lettre afin de ne pas les confondre avec ceux des trichobothries de la main portant le même sigle mais commençant par une lettre majuscule.

Les sigles que nous avons choisis dès 1948 [**75**] s'inspirent de ceux proposés par J. C. Chamberlin en 1924 [**4**] pour les trichobothries des Pseudoscorpions.

La série externe se compose de 4 trichobothries : une terminale *et*, une subterminale *est*, une suprabasale *esb* et une basale *eb* (fig. 25).

La série dorsale, elle aussi, porte 4 trichobothries ; une terminale *dt*, une subterminale *dst*, une suprabasale *dsb* et une basale *db* (fig. 25 et 27).

La série interne possède 2 trichobothries : une terminale *it* et une basale *ib* (fig. 27).

Le doigt porte donc un total (théorique) de 10 trichobothries.

1. Nous avons ajouté *e* aux sigles proposés dans notre note de 1972 [**92**] afin de préciser que lesdits sigles appartiennent à des trichobothries de la face externe.

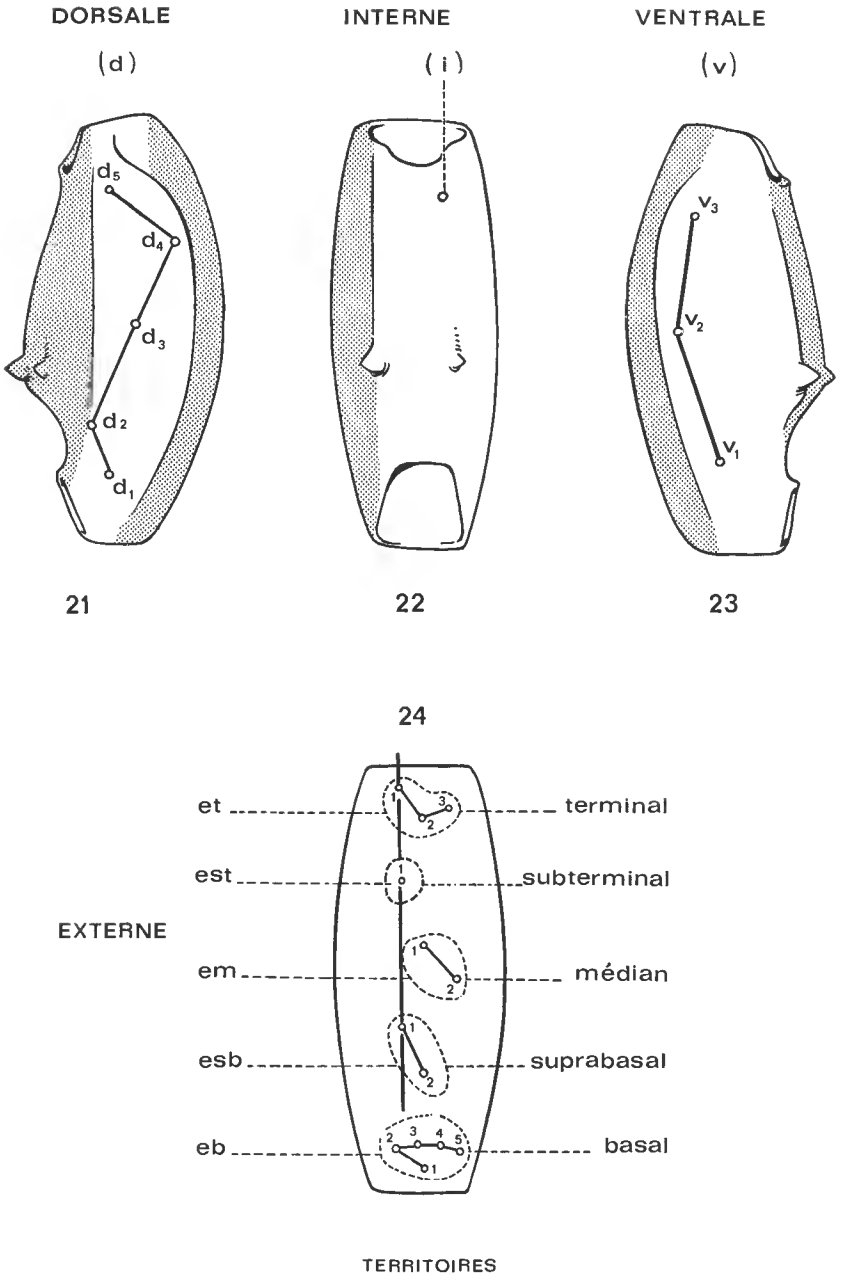


Fig. 21-24. — Sigles des trichobothries du tibia de la patte-mâchoire droite d'un Scorpion. Le territoire médian *em* est toujours situé à l'extérieur, c'est-à-dire du côté ventral, par rapport à un axe, dessiné en trait plein figure 24, reliant les 3 trichobothries-pilotes situées du côté dorsal : et_1, est_1, esb_1.

III. 6. 4. **Sigles des trichobothries de la main** (fig. 25 à 27)

Ainsi que nous l'avons annoncé ci-dessus, les sigles des trichobothries de la main commencent tous par une lettre majuscule.

La série externe (fig. 25) possède 10 trichobothries dont 5 externes terminales, numérotées en partant de la face ventrale : Et_1, Et_2, Et_3, Et_4 et Et_5, une subterminale Est, une

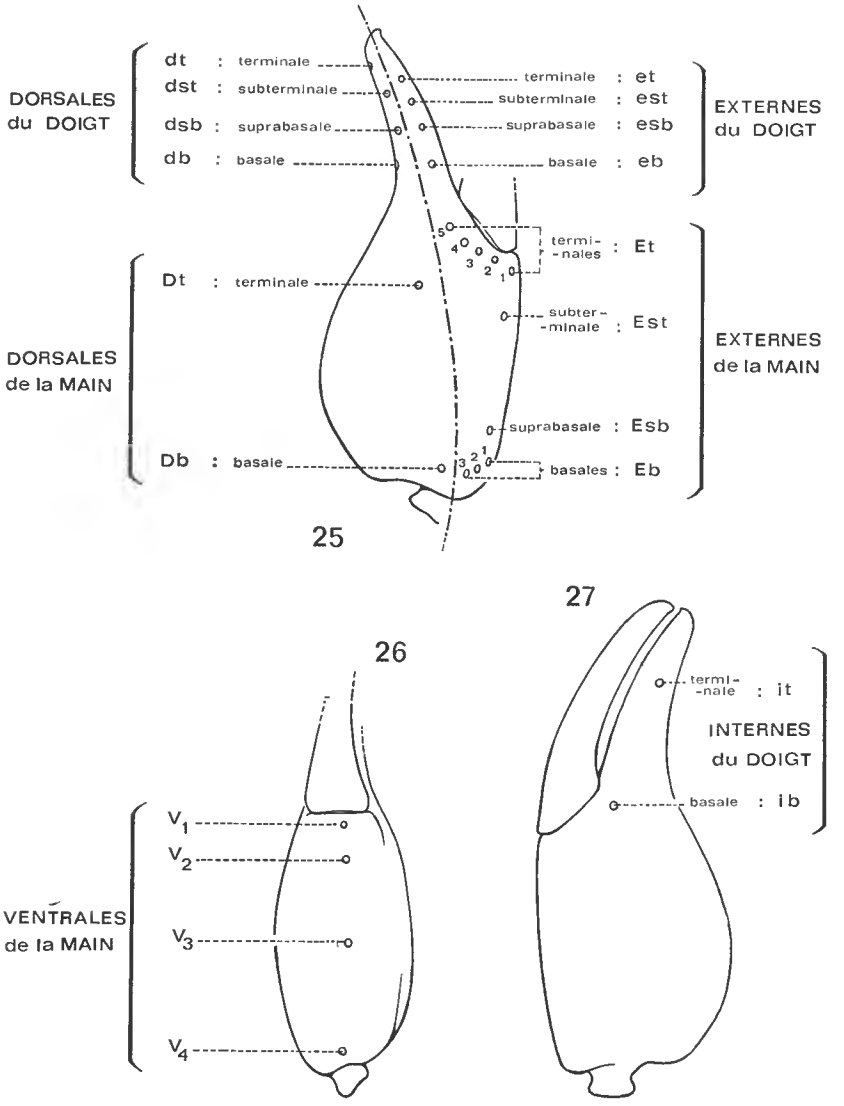


Fig. 25-27. — Sigles des trichobothries de la pince de la patte-mâchoire droite d'un Scorpion.

suprabasale *Esb* et 3 basales : Eb_1, Eb_2, Eb_3 numérotées en partant de la face ventrale [1].

La série dorsale comprend seulement 2 trichobothries, une terminale *Dt* et une basale *Db* (fig. 25).

La série ventrale possède 4 trichobothries : V_1, V_2, V_3, V_4, numérotées en partant de l'articulation du doigt mobile (fig. 26).

III. 7. Équivalences des sigles proposés par Stahnke et Vachon

H. L. Stahnke [**61**, 1970 (fig. 5)] propose un schéma de la répartition des trichobothries de la pince du Scorpion, en général, et crée un ensemble de sigles. Il ne donne aucun renseignement sur les trichobothries fémorales et tibiales dont l'importance est de tout premier ordre en classification familiale. Néanmoins, puisqu'il s'agit, dans son travail, d'une nomenclature convenant à l'ensemble des Scorpions, il nous a paru nécessaire d'établir un tableau des équivalences des sigles en le rendant plus explicite par comparaison des deux figures 28 et 29.

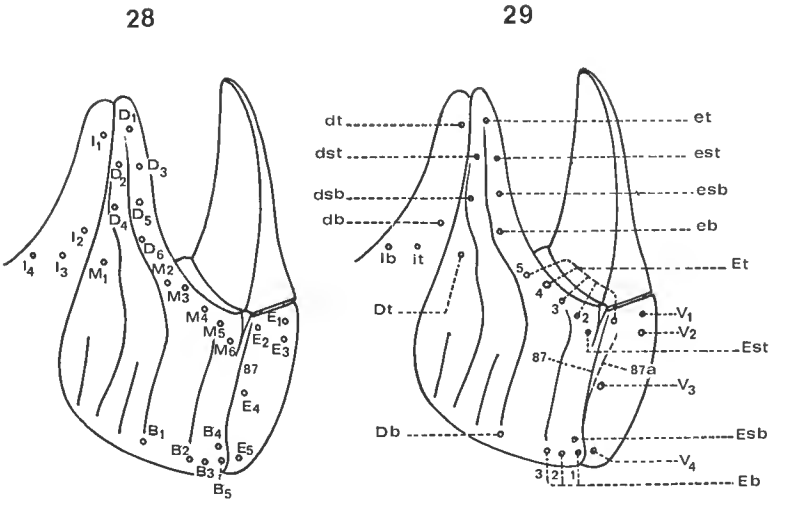


Fig. 28 et 29. — Sigles des trichobothries de la pince droite d'un scorpion. 28 : Sigles utilisés par H. L. Stahnke [**61**, 1970, fig. 5]. 29 : Sigles utilisés par M. Vachon [**87**, 1965] ; cette figure réalisée selon le même schéma que celui de la figure 28, permet d'établir l'équivalence des sigles dont le tableau est fourni p. 904. La carène n° 87 de H. L. Stahnke (fig. 28) a été ramenée, par nous, dans sa position habituelle, en 87_a (fig. 29).

1. Numérotage que W. Gertsch et M. Soleglad ont inversé dans leur travail de 1972 [**17**].

Tableau II. — Pince des Scorpions en général.
Équivalences des sigles proposés par Stahnke (St.) [**59**, 1967, fig. 1 ; **61**, 1970, fig. 5] et Vachon (Va.) [**87**, 1965, fig. 9 à 14, et fig. 28 et 29].

St.	Va.	St.	Va.	St.	Va.	St.	Va,	St.	Va.
I_1 =	dt	D_1 =	et	M_1 =	Dt	B_1 =	Db	E_1 =	V_1
I_2 =	db	D_2 =	dst	M_2 =	Et_5	B_2 =	Eb_3	E_2 =	Et_1
I_3 =	it	D_3 =	est	M_3 =	Et_4	B_3 =	Eb_2	E_3 =	V_2
I_4 =	ib	D_4 =	dsb	M_4 =	Et_3	B_4 =	Esb	E_4 =	V_3
		D_5 =	esb	M_5 =	Et_2	B_5 =	Eb_1	E_5 =	V_4
		D_6 =	eb	M_6 =	Est				

III. 8. Équivalences de sigles proposés par Gertsch, Soleglad et Vachon

Les sigles utilisés par W. Gertsch et M. Soleglad [**17**, 1972] conviennent à la famille des Vaejovidae. Nous en avons déjà parlé p. 891. La généralisation de cette nomenclature à l'ensemble des Scorpions suscite des diffieultés sur lesquelles nous reviendrons ultérieurement, les prineipes dont se servent ces deux auteurs n'étant pas ceux que nous admettons, en partieulier eelui de l'invariabilité des sigles et celui de l'existenee de déplacements de triehobothries [1].

1. Au cours de l'impression de ce travail, une correspondance a été échangée entre nous. Il est vraisemblable que la nomenclature que nous proposons sera adoptée par nos collègues américains, ce dont nous les remercions. Il en est de même de notre collègue vénézuélien, M. A. Gonzalés Sponga.

IV. LES TROIS TYPES DE TRICHOBOTHRIOTAXIE SCORPIONIQUE

La comparaison de toutes les trichobothriotaxies dont nous avons fait la mise au point au cours de longues années de recherche nous a conduit à la certitude que, chez les Scorpions, existent trois types distincts, très faciles à reconnaître, dont les caractères essentiels ont été mentionnés dans notre note de 1972 [**92**]. Nous les indiquons dans la clé de détermination suivante.

IV. 1. Clé de détermination des trois types de trichobothriotaxie

A. *Fémur* à 11 trichobothries (fig. 33), exceptionnellement 9 (fig. 42), 10 (fig. 41), 12 (fig. 43), 14 (fig. 44), mais toujours avec 4 trichobothries sur la face interne, près de la base de l'article (i_1, i_2, i_3, i_4, fig. 33, 40 à 44), rarement 5 (fig. 45).
Tibia sans trichobothries ventrales (fig. 36).
Doigt fixe à 7 trichobothries dont une seule sur la face interne à l'extrémité distale (*it*, fig. 32).
Main à 8 trichobothries, exceptionnellement 7, mais toujours 2 sur la face ventrale (V_1, V_2, fig. 31).

Type A, famille des Buthidae

B. *Fémur* à 9 trichohothries dont une seule sur la face interne, à la base de l'article (*i*, fig. 58), 4 dorsales et 4 externes.
Tibia à 14 trichobothries dont 2 sur la face interne (*id*, fig. 59, *iv*, fig. 61), 7 sur la face externe (fig. 60) et 3 sur la face ventrale, le long de la carène ventrale interne n° 79 (V_1, V_2, V_3, fig. 61).
Doigt fixe à 8 trichobothries ; 4 externes (*et*, *est*, *esb*, *eb*), 2 dorsales (*dt*, *db*) et 2 internes (*it*, *ib*, fig. 55 et 57).
Main à 6 trichobothries, 5 externes (*Et*, *Est*, Eb_1, Eb_2, Eb_3, fig. 55) et une seule ventrale (*V*, fig. 56).

Type B, famille des Chaerilidae

C. *Fémur* à 3 trichobothries, exceptionnellement 4, dont toujours une seule sur la face interne, à la base de l'article (*i*, fig. 62).
Tibia avec un minimum de 19 trichobothries dont une seule sur la face interne (*i*), 2 sur la face dorsale (d_1, d_2), au moins 13 sur la face externe (fig. 63 à 65) et au moins 1 sur la face ventrale, le long de la carène ventrale latérale n° 77 (fig. 144), le plus souvent 3 (fig. 66 et 91) ou plus (fig. 93 et 147).
Doigt fixe avec un minimum de 10 trichobothries, 4 externes (*et*, *est*, *esb*, *eb*), 4 dorsales (*dt*, *dst*, *dsb*, *db*) et au moins 2 internes (*it*, *ib*, fig. 67, 70, 73, 189).

Main avec un minimum de 16 trichobothries dont 10 externes (Et_5, Et_4, Et_3, Et_2, Et_1, *Est*, *Esb*, Eb_1, Eb_2, Eb_3, fig. 67, 70, 73), 2 dorsales (*Dt*, *Db*) et au moins 4 ventrales (V_1, V_2, V_3, V_4, fig. 68, 71, 74), parfois plus (fig. 117, 127, 132, 158, 203, 207).

Type C, familles des Diplocentridae, Scorpionidae, Vaejovidae, Chactidae et Bothriuridae

IV. 2. Trichobothriotaxie de type A

Ce type n'existe que dans la seule mais très importante famille des Buthidae que nous étudierons plus longuement dans un travail ultérieur. Aussi, nous bornerons-nous à donner l'essentiel des résultats obtenus en comparant la plupart des espèces appartenant aux 41 genres dont voici la liste [1] : *Ananteris*, *Ananteroides*, *Androctonus*, *Anomalobuthus*, *Apistobuthus*, *Babycurus*, *Birulatus* n. g., *Buthacus*, *Butheoloides*, *Butheolus*, *Buthiscus*, *Buthotus*, *Buthus*, *Centruroides*, *Charmus*, *Cicileus*, *Compsobuthus*, *Grosphus*, *Hemibuthus*, *Isometroides*, *Isometrus*, *Karasbergia*, *Leiurus*, *Liobuthus*, *Lissothus*, *Lychas*, *Lychasioides* n. g., *Mesobuthus*, *Microbuthus*, *Microtityus*, *Odontobuthus*, *Odonturus*, *Orthochirus*, *Parabuthus*, *Psammobuthus*, *Rhopalurus*, *Stenochirus*, *Tityus*, *Uroplectes*, *Vachoniolus* [2], *Zabius*.

IV. 2. 1. **Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type A**

Le nombre total de trichobothries fondamentales est de 40.

Fémur (fig. 33), onze trichobothries en tout :
- série interne : 4 trichobothries, i_1, i_2, i_3, i_4 ;
- série dorsale : 5 trichobothries, d_1, d_2, d_3, d_4, d_5 ;
- série externe : 2 trichobothries, e_1, e_2 ;
- série ventrale : pas de trichobothries.

Tibia (fig. 34 à 36), treize trichobothries en tout :
- série interne : 1 seule trichobothrie, *i* (fig. 33) ;
- série dorsale : 5 trichobothries, d_1, d_2, d_3, d_4, d_5 (fig. 34) ;
- série externe : 7 trichobothries, *ct*, *est*, *em*, esb_1, esb_2, eb_1, eb_2 (fig. 35) ;
- série ventrale : aucune trichobothrie (fig. 36).

Main (fig. 30 et 31), huit trichobothries en tout :
- série externe : 6 trichobothries, *Et*, *Est*, *Esb*, Eb_1, Eb_2, Eb_3 (fig. 30) ;
- série dorsale : aucune trichobothrie (fig. 30) ;
- série ventrale : 2 trichobothries, V_1, V_2 (fig. 31).

Doigt fixe (fig. 30 et 32), sept trichobothries en tout :
- série externe : 4 trichobothries, *et*, *est*, *esb*, *eb* (fig. 30) ;
- série dorsale : 2 trichobothries, *dt*, *db* (fig. 30 et 32) ;
- série interne : 1 seule trichobothrie, *it* (fig. 32).

1. Nous ne précisons pas le nom des créateurs desdits genres, suffisamment connus des spécialistes ; les genres nouveaux font l'objet d'une annexe, p. 949.

2. Nouveau genre créé par G. Levy, P. Amitai et A. Shulov New Scorpions from Israel Jordan and Arabia. *J. Linn. Soc.*, Zool., **52**, (2) : 136-139, 1973. Espèce type : *V. globimanus* (fig. 50). (Voir note infrapaginale, p. 948.)

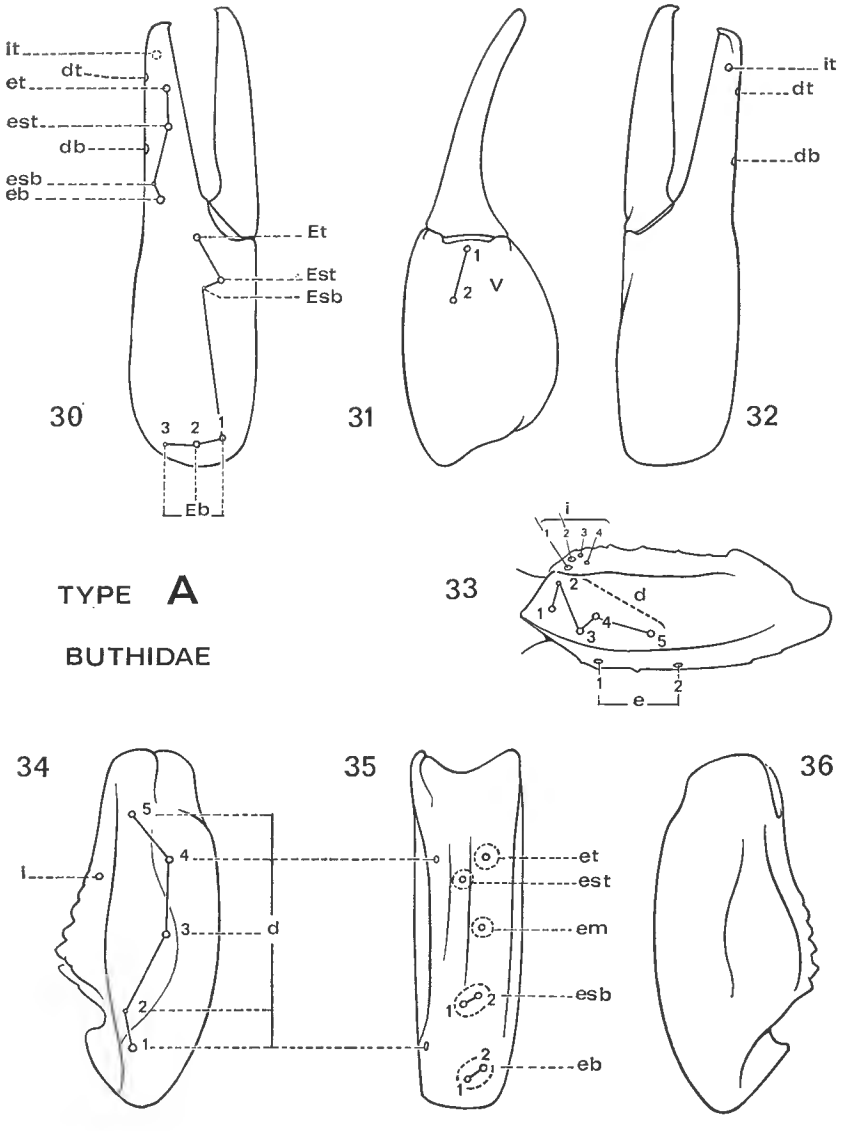


Fig. 30-36. — Scorpions. Orthobothriotaxie de type A. Patte-mâchoire droite.
30-32 : Sigles des 15 trichobothries de la pince. 33 : Sigles des 11 trichobothries du fémur. 34-35 : Sigles des 13 trichobothries du tibia. 36 : La face ventrale du tibia ne porte jamais de trichobothries.

IV. 2. 2. Émigration et déplacement de trichobothries fondamentales

Selon les genres, rarement selon les espèces, la disposition des trichobothries fondamentales varie et donne au taxonomiste d'utiles renseignements que nous utilisons dans nos clés de détermination. Nous pouvons, cependant, donner aujourd'hui quelques exemples d'émigration, c'est-à-dire du passage d'une trichobothrie d'un territoire à un autre. La trichobothrie *Et* de la main, normalement située près de l'articulation du doigt mobile (fig. 37 et 38), se trouve dans la moitié basale de ce dernier (fig. 39) chez *Ananteroides*. Normalement, le couple *eb-esb* se trouve à la base du doigt (fig. 37 : *Anomalobuthus*) ; chez *Stenochirus* (fig. 38) et chez *Ananteroides* (fig. 39), ces 2 trichobothries se sont déplacées et se trouvent au milieu du doigt.

La trichobothrie d_2 du fémur, en général plus petite que les autres (fig. 33, 40), vient se placer sur la face interne (fig. 45) chez *Centruroides*. Cette même émigration se retrouve chez *Tityus*, *Rhopalurus*, *Babycurus* et *Isometrus*.

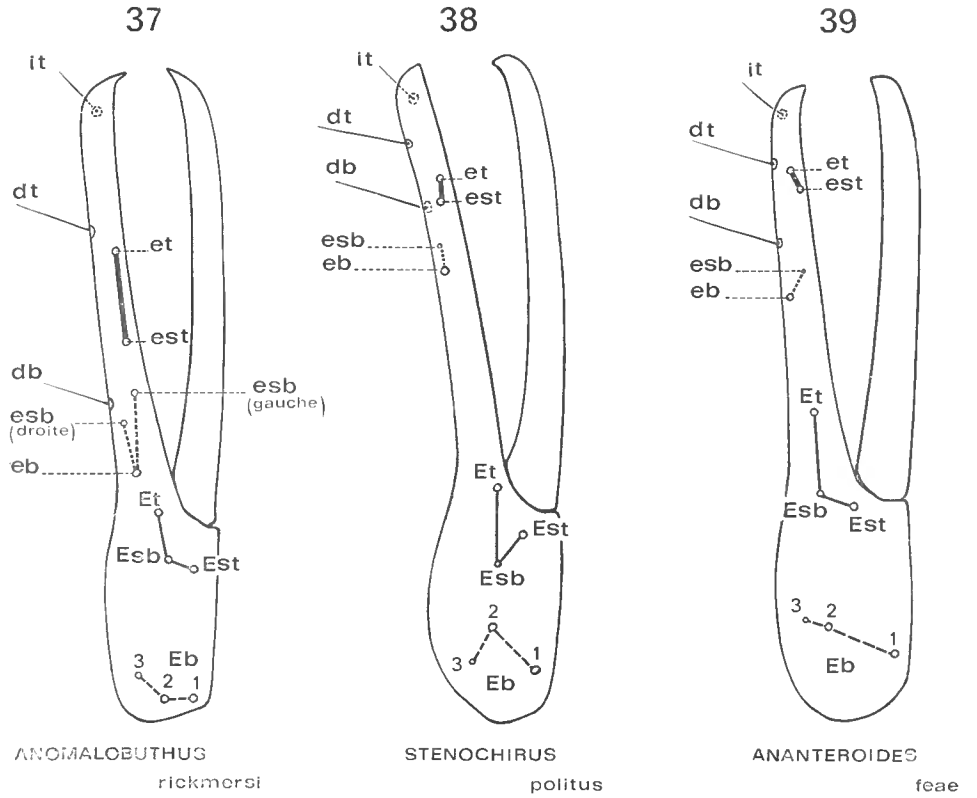
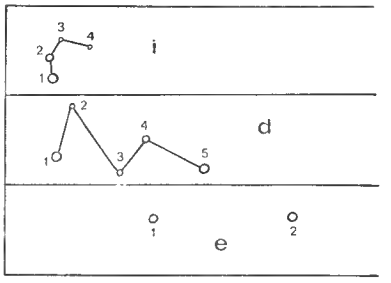
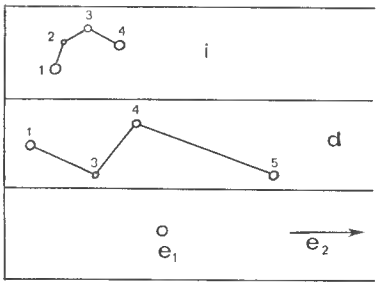


Fig. 37-39. — Exemples montrant les positions variables que peuvent avoir les trichobothries fondamentales de la pince (droite) d'un Buthidae de type orthobothriotaxique A.
37 : Type ♂. 38 : Type ♀. 39 : ♂ RS 1409 du Muséum, Paris.



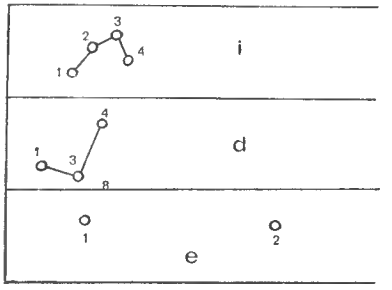
40

ANDROCTONUS



41

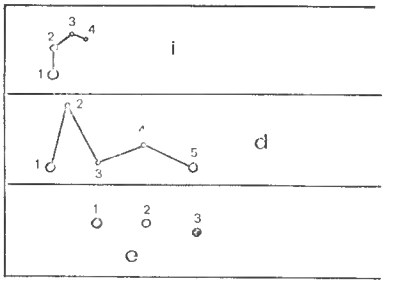
LISSOTHUS



42

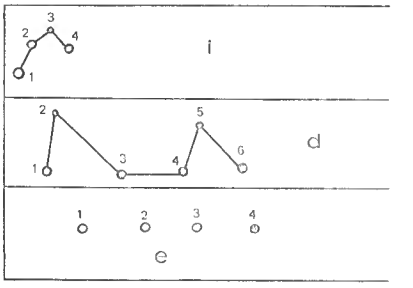
MICROBUTHUS

43



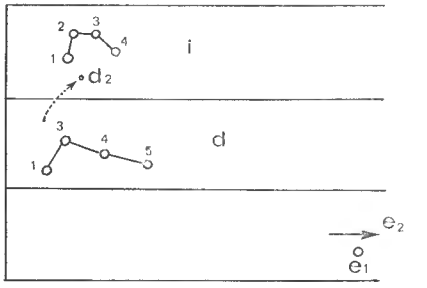
BUTHISCUS

44



LIOBUTHUS

45



CENTRUROIDES

FIG. 40-45. — Exemples d'orthobothriotaxie, de néobothriotaxie et d'émigrations trichobothriales : fémur de type A (Buthidae).

40 : Orthobothriotaxie (11 trichobothries en tout : 4 internes, 5 dorsales et 2 externes) chez *Androctonus crassicauda*. 41 : Néobothriotaxie minorante (absence de d_2) chez *Lissothus occidentalis*. 42 : Néobothriotaxie minorante (absence de d_2 et de d_5) chez *Microbuthus litoralis*. 43 : Néobothriotaxie majorante (présence d'une trichobothrie accessoire e_3) chez *Buthiscus bicalcaratus*. 44 : Néobothriotaxie majorante (présence de 3 trichobothries accessoires d_6, e_3, e_4) chez *Liobuthus kessleri*. 45 : Émigration de la trichobothrie d_2 sur la face interne chez *Centruroides testaceus*.

IV. 2. 3. **Néobothriotaxies de type A**

Les variations qui modifient le nombre des trichobothries fondamentales sont rares et de peu d'amplitude, ce qui donne au type A une grande stabilité à ce point de vue.

IV. 2. 3. 1. *Néobothriotaxies minorantes*

Les cas d'absence de trichobothries fondamentales sont rares. En ce qui concerne la pince, nous pouvons signaler celle de *esb* chez *Lissothus*, Eb_3 chez *Karasbergia*, *est*, *Esb*, Eb_3 chez *Microbuthus*, et sur le fémur, celle de d_2 chez *Lissothus* (fig. 41) que l'on retrouve aussi chez *Orthochirus* et *Zabius*, et celle de d_2 et de d_5 chez *Microbuthus* (fig. 42) [1].

IV. 2. 3. 2. *Néobothriotaxies majorantes*

L'existence de trichobothries accessoires est exceptionnelle. Nous n'en connaissons que dans 3 genres : *Buthiscus* avec 3 trichobothries externes au fémur (au lieu de 2)

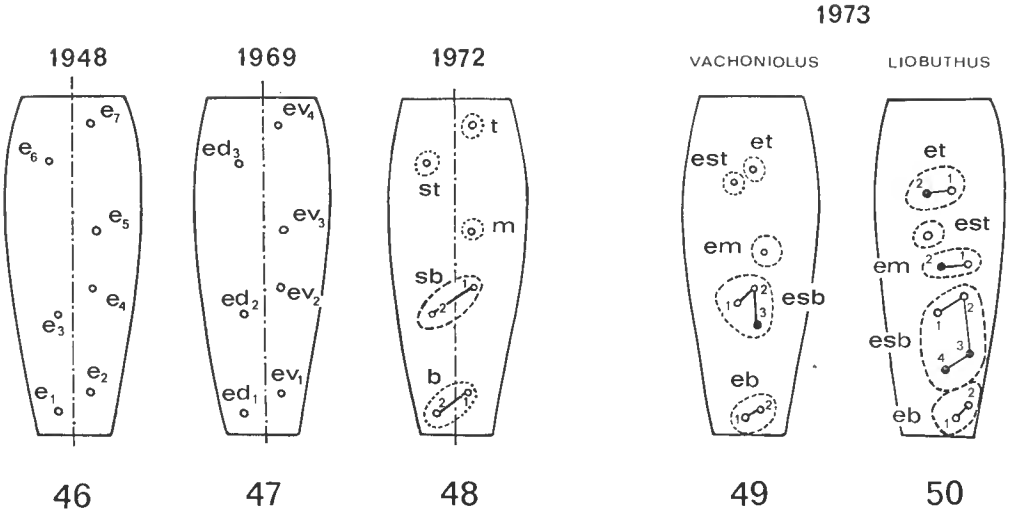


Fig. 46-50. — Évolution des sigles utilisés par Vachon pour désigner les trichobothries de la face externe du tibia des Buthidae.
46 : 1948 [**75**]. 47 : 1969 [**91**]. 48 : 1972 [**92**]. 49 et 50 : Sigles proposés figure 35 et utilisés pour deux exemples de néobothriotaxie majorante où les trichobothries accessoires sont en noir : 4 chez *Liobuthus kessteri* (et_2, em_2, esb_3, esb_4) (fig. 50) et une seule chez *Vachoniolus globimanus* (esb_3) (voir note infrapaginale, p. 948).

1. Rappelons ici l'absence de la trichobothrie i_2 au fémur des protonymphes de certaines espèces de Buthidae (cf. note, p. 873).

(fig. 43), *Liobuthus* avec 6 trichobothries dorsales (au lieu de 5), 4 externes (au lieu de 2) sur le fémur (fig. 44) et 11 externes sur le tibia (au lieu de 7) (fig. 50). Chez *Vachoniolus* (fig. 49), il y a 8 trichobothries sur la face externe du tibia au lieu de 7.

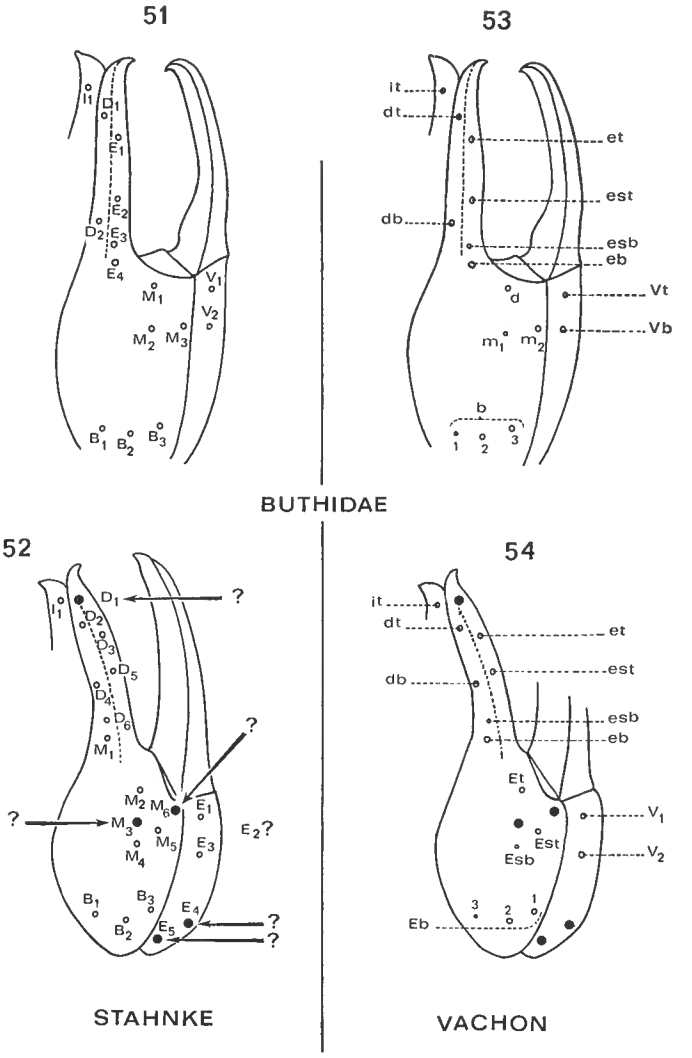


Fig. 51-54. — Évolution des sigles utilisés par H. L. Stahnke et M. Vachon pour désigner les trichobothries d'une pince de Scorpion Buthidae.

51 et 52 : Sigles proposés par H. L. S. en 1967 [**59**, fig. 4] et en 1972 [**63**, fig. 8]. 53 et 54 : Sigles proposés par M. V. en 1948 [**75**, fig. 69] et en 1972 [**92**, fig. 1, 2 et 3]. La pince de Buthidae ne porte, au maximum, que 15 trichobothries. Dans la figure 52, H. L. S. signale la présence de 20 trichobothries (soit 5 de plus) ; ces trichobothries dont nous ne pouvons préciser le sigle sont dessinées en noir dans les figures 52 et 54. Noter l'absence de E_2 dans la figure 52. Le tableau des équivalences est établi p. 912.

IV. 2. 4. **Évolution des sigles trichobothriaux de 1948 à 1972**

Depuis la création de nos premiers sigles en 1948 [**75**], nous avons été amené à modifier progressivement notre nomenclature. Les figures 46 à 50 précisent ces transformations pour les trichobothries de la face externe du tibia et les figures 53 et 54 pour celles de la pince.

De 1967 à 1972, H. L. Stahnke a modifié, lui aussi, les sigles des trichobothries de la pince des Buthidae. Ces changements sont indiqués dans les figures 51 et 52.

Dans un récent travail relatif à la description d'une nouvelle espèce de *Tityus* [**18**, 1972], M. A. Gonzales Sponga utilise les sigles proposés par H. L. Stahnke en 1972 et commençant par les lettres D, M, B. En comparant les dessins de ces deux auteurs, il est facile de se rendre compte (comme le montre le tableau ci-dessous) qu'un même sigle nomme, parfois, deux trichobothries fondamentales différentes. Cela provient de ce que nos deux collègues n'ont pas envisagé, en établissant leur nomenclature, la notion d'idionymie de chaque trichobothrie et celle de l'invariabilité des sigles.

Tableau III. — Équivalences des sigles utilisés en 1972 par H. L. Stahnke [**63**, fig. 8], M. A. Gonzales Sponga [**18**, fig. 9] et M. Vachon [**92**, fig. 1, 2 et 3] pour désigner les trichobothries d'une pince de Buthidae. (Voir note infrapaginale, p. 904.)

St.		GS		Va.	St.		GS		Va.
I_1	=	?	=	it	M_4	=	M_4	=	Esb
D_1	=	?	=	?	M_5	=	?	=	Est
D_2	=	D_1	=	dt	M_6	=	?	=	?
D_3	=	D_3	=	et	B_1	=	B_1	=	Eb_3
D_4	=	D_2	=	db	B_2	=	B_2	=	Eb_2
D_5	=	D_4	=	est	B_3	=	B_3	=	Eb_1
D_6	=	D_5	=	esb	E_1	=	E_1	=	V_1
M_1	=	M_1	=	eb	E_3	=	E_2	=	V_2
M_2	=	M_2	=	Et	E_4	=	?	=	?
M_3	=	M_3	=	?	E_5	=	?	=	?

IV. 3. Trichobothriotaxie de type B

Cette trichobothriotaxie est réalisée seulement dans la petite famille des Chaerilidae qui ne comporte d'ailleurs qu'un seul genre *Chaerilus*. C'est dans notre note préliminaire de 1972 [**92**, fig. 4, 5, 6, 13, 14, 15] que pour la première fois ont été proposés les sigles trichobothriaux pour ce type.

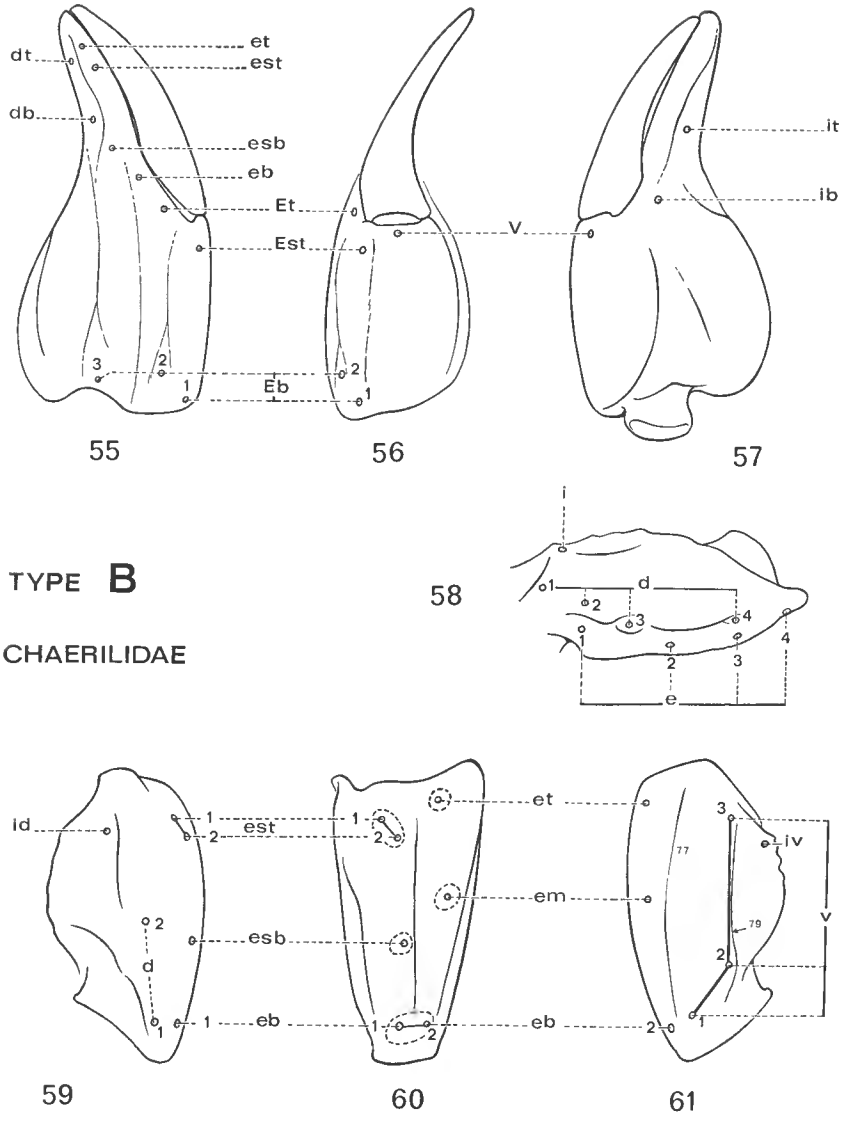


Fig. 55-61. — Scorpions. Orthobothriotaxie de type B. Patte-mâchoire droite. 55-57 : Sigles des 14 trichobothries de la pince. 58 : Sigles des 9 trichobothries du fémur. 59-61 : Sigles des 14 trichobothries du tibia. La carène interne ventrale du tibia (fig. 61) porte le n° 79 selon le code de H. L. Stahnke [**61**, 1970].

IV. 3. 1. **Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type B**

Le nombre total de trichobothries fondamentales est de 37.

Fémur (fig. 58), neuf trichobothries en tout :
série interne : une seule trichobothrie, *i* ;
série dorsale : 4 trichobothries, d_1, d_2, d_3, d_4 ;
série externe : 4 trichobothries, e_1, e_2, e_3, e_4 ;
série ventrale : aucune trichobothrie.
Tibia, quatorze trichobothries en tout :
série interne : 2 trichobothries, *id* (fig. 59) et *iv* (fig. 61) ;
série dorsale : 2 trichobothries, d_1, d_2 (fig. 59) ;
série externe : 7 trichobothries réparties en 5 territoires, *et*, est_1, est_2, *em*, *esb*, eb_1, eb_2 (fig. 60) ;
série ventrale : 3 trichobothries, V_1, V_2, V_3, le long de la carène ventrale interne n° 79 (fig. 61) et non de la carène ventrale latérale n° 77 comme chez les autres Scorpions (fig. 91, 93 par exemple).
Main, six trichobothries en tout :
série externe : 5 trichobothries, *Et*, *Est*, Eb_1, Eb_2, Eb_3 (fig. 55 et 56) ;
série dorsale : aucune trichobothrie ;
série ventrale : une seule trichobothrie, *V* (fig. 56 et 57).
Doigt fixe, huit trichobothries en tout :
série externe : 4 trichobothries, *et*, *est*, *esb*, *eb* (fig. 55) ;
série dorsale : 2 trichobothries, *dt*, *db* (fig. 55) ;
série interne : 2 trichobothries, *it*, *ib* (fig. 57).

IV. 3. 2. **Stabilité de l'orthobothriotaxie de type B**

L'étude de la presque totalité des espèces de *Chaerilus* nous a confirmé la très grande stabilité de cette trichobothriotaxie. Nous n'avons pas trouvé de variations dans le nombre de trichobothries ; tout au plus avons-nous constaté de faibles déplacements des trichobothries est_1, est_2 de la face externe du tibia (fig. 60) et de e_3, e_4 de la face externe du fémur (fig. 58).

IV. 4. Trichobothriotaxie de type C

La trichobothriotaxie de type C est celle dont la nomenclature nous a donné le plus de peine à établir. Nous pensons y être parvenu après avoir étudié le plus grand nombre possible d'espèces appartenant aux 5 familles composant ce type.

Diplocentridae : 5 genres (*Bioculus*, *Didymocentrus*, *Diplocentrus*, *Oeclus* et *Nebo*).
Vaejovidae : 11 genres (*Anuroctonus*, *Caraboctonus*, *Dasyscorpiops* n. g., *Hadruroides*, *Hadrurus*, *Iurus*, *Paruroctonus*, *Scorpiops*, *Uroctonus*, *Syntropis* et *Vaejovis*).
Scorpionidae : 19 genres (*Cheloctonus*, *Chiromachetes*, *Habibiella* n. g., *Hadogenes*, *Hemihoplopus*, *Hemiscorpion*, *Heterometrus*, *Heteroscorpion*, *Hormiops*, *Hormurus*, *Iomachus*, *Ischnurus*, *Lisposoma*, *Opisthacanthus*, *Opisthophthalmus*, *Pandinus*, *Protophthalmus*, *Scorpio* et *Urodacus*).

Chaetidae : 11 genres (*Belisarius*, *Broteas* [1], *Broteochactas*, *Calchas*, *Chactas*, *Chactopis*, *Euscorpius*, *Megacormus*, *Superstitionia*, *Teuthraustes* et *Typhlochactas*).

Bothriuridae : 9 genres (*Bothriurus*, *Brachistosternus*, *Centromachetes*, *Cercophonius*, *Phoniocercus*, *Thestylus*, *Timogenes*, *Urophonius* et *Vachonia*).

L'étude de ces 55 genres nous a démontré l'existence d'une orthobothriotaxie présente chez 26 d'entre eux, c'est-à-dire dans presque la moitié des genres connus, les 29 autres possédant, à des degrés divers, une néobothriotaxie majorante. Nous ne connaissons, dans ce type, aucun cas de néobothriotaxie minorante par perte de l'une ou l'autre des 48 trichobothries fondamentales. Cette orthobothriotaxie que nous allons définir se retrouve dans toutes les familles dans des proportions variables. Chez les Diplocentridae, elle représente la trichobothriotaxie normale puisque toutes les espèces de tous les genres de cette famille sont orthobothriotaxiques. La description de l'orthobothriotaxie de type C est donc, en fait, celle que possèdent tous les Diplocentridae.

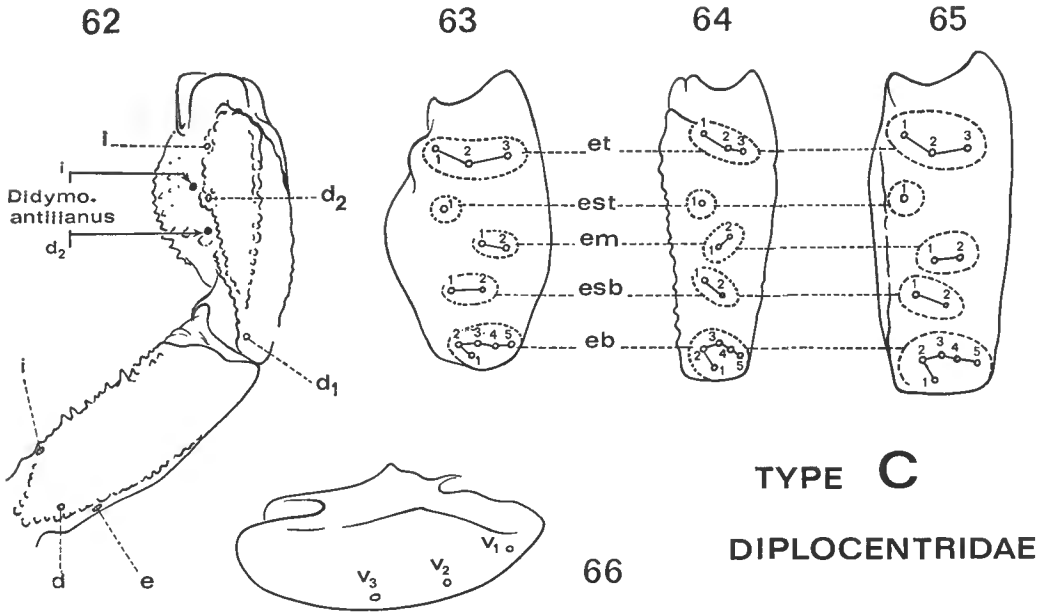


Fig. 62-66. — Scorpions. Orthobothriotaxie de type C. Patte-mâchoire droite. 62 : Fémur et tibia, vus dorsalement, de *Nebo hierichonticus* ; sur la même figure, en noir sont portées les trichobothries *i* et d_2 de *Didymocentrus antillanus*. 63 : Face externe du tibia d'*Oeclus purvesi*. 64 : Face externe du tibia de *Nebo hierichonticus*. 65 : Face externe du tibia de *Diplocentrus withei*. 66 : Face ventrale du tibia d'*Oeclus purvesi*.

1. Nous conservons le nom de *Broteas* et non celui de *Brotheas* proposé par Thorell, le créateur du genre, et dont H. L. Stahnke [**64**] demande le rétablissement. *Broteas* est le nom du fils de Vulcain ; en latin il ne possède pas de h. Par contre, nous acceptons la proposition de H. L. Stahnke dont nous avons parlé dans notre note infrapaginale p. 891 : l'orthographe latine de *Vaejovis* doit être admise et non plus celle de *Vejovis*, couramment employée (*vae* : malheur à ; *jovis* : Jupiter).

IV. 4. 1. Trichobothries fondamentales de l'orthobothriotaxie de type C

Le nombre total de trichobothries fondamentales est de 48.

Fémur (fig. 62), trois trichobothries en tout situées à la base de l'article :

série interne : 1 trichobothrie, *i* ;
série dorsale : 1 trichobothrie, *d* ;
série externe : 1 trichobothrie, *e*.

Tibia, dix-neuf trichobothries en tout :

série interne : 1 seule trichobothrie, *i* (fig. 62) ;
série dorsale : 2 trichobothries, d_1, d_2 (fig. 62) ;
série externe : 13 trichobothries réparties en 5 territoires, *et*, *est*, *em*, *esb*, *eb* (fig. 63 à 65) ;
série ventrale : 3 trichobothries, V_1, V_2, V_3 (fig. 66).

Main, seize trichobothries en tout réparties en 3 séries :

série externe : 10 trichobothries, Et_5, Et_4, Et_3, Et_2, Et_1, *Est*, *Esb*, Eb_1, Eb_2, Eb_3 (fig. 67, 70, 73) ;
série dorsale : 2 trichobothries, *Dt*, *Db* (fig. 67, 70, 73) ;
série ventrale : 4 trichobothries, V_1, V_2, V_3, V_4 (fig. 68, 71, 74).

Doigt fixe, dix trichobothries en tout réparties en 3 séries :

série externe : 4 trichobothries, *ct*, *est*, *csb*, *cb* (fig. 67, 70, 73) ;
série dorsale : 4 trichobothries, *dt*, *dst*, *dsb*, *db* (fig. 67, 69, 70, 72, 73, 75) ;
série interne : 2 trichobothries, *it*, *ib* (fig. 69, 72, 75).

IV. 4 2. Genres orthobothriotaxiques de type C

Comme nous le précisions ci-dessus, 26 genres sont orthobothriotaxiques, c'est-à-dire possèdent 48 trichobothries : 3 sur le fémur, 19 sur le tibia (dont 13 sur la face externe et 3 sur la face ventrale), 10 sur le doigt fixe et 16 sur la main. Nous fournissons pour la plupart d'entre eux une ou plusieurs figures de l'un des articles.

Diplocentridae (5 genres sur 5 étudiés, soit 100 %) : *Bioculus* (fig. 77 : tibia) ; *Didymocentrus* (fig. 76 : tibia) ; *Diplocentrus* (fig. 65 : tibia ; fig. 70 à 72 : pince) ; *Nebo* (fig. 62 : fémur, tibia ; fig. 64 : tibia) ; *Oeclus* (fig. 63 et 66 : tibia ; fig. 67 à 69 : pince).

Scorpionidae (11 genres sur 19 étudiés, soit 58 %) : *Cheloctonus* (fig. 84 : tibia) ; *Chiromachetes* (fig. 81 : tibia) ; *Hemiscorpion* (fig. 97 : fémur et tibia ; fig. 101 : tibia ; fig. 110 à 112 : pince) ; *Heterometrus* ; *Hormiops* (fig. 80 : tibia) ; *Hormurus* (fig. 98 : tibia) ; *Iomachus* (fig. 82 : tibia ; fig. 122 à 124 : pince) ; *Ischnurus* (fig. 100 : tibia ; fig. 119 à 121 : pince) ; *Lisposoma* (fig. 92 et 102 : tibia ; fig. 134 et 136 : pince) ; *Opisthacanthus* (fig. 83 : tibia) ; *Scorpio* (fig. 99 : tibia).

Vaejovidae (5 genres sur 11 étudiés, soit 46 %) : *Iurus* (fig. 141, 218, 219 : tibia ; fig. 151 à 153, 216, 217 : pince) ; *Paruroctonus* ; *Uroctonus* (fig. 78 : tibia ; fig. 137 : fémur et tibia) ; *Syntropis* (fig. 140 : tibia ; fig. 148 à 150 : pince) ; *Vaejovis* (fig. 138 : tibia ; fig. 163 à 165 : pince).

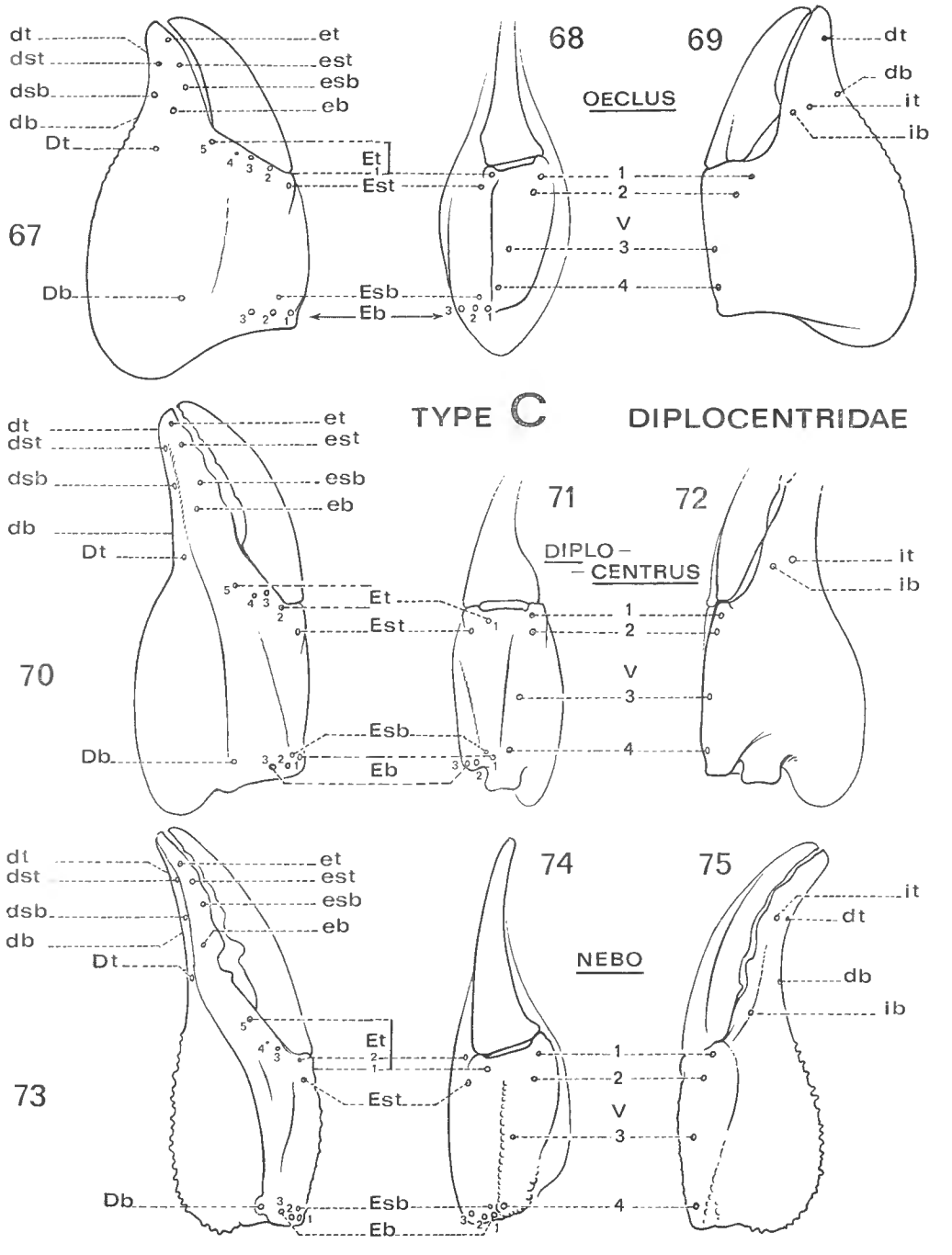


FIG. 67-75. — Scorpions. Orthobothriotaxie de type C. Pince de la patte-mâchoire droite. 67, 68, 69 : *Oeclus purvesi*. 70, 71, 72 : *Diplocentrus withei*. 73, 74, 75 : *Nebo hierichonticus*. Remarquer, chez toutes ces espèces, les petites trichobothries Et_4 et *Esb*.

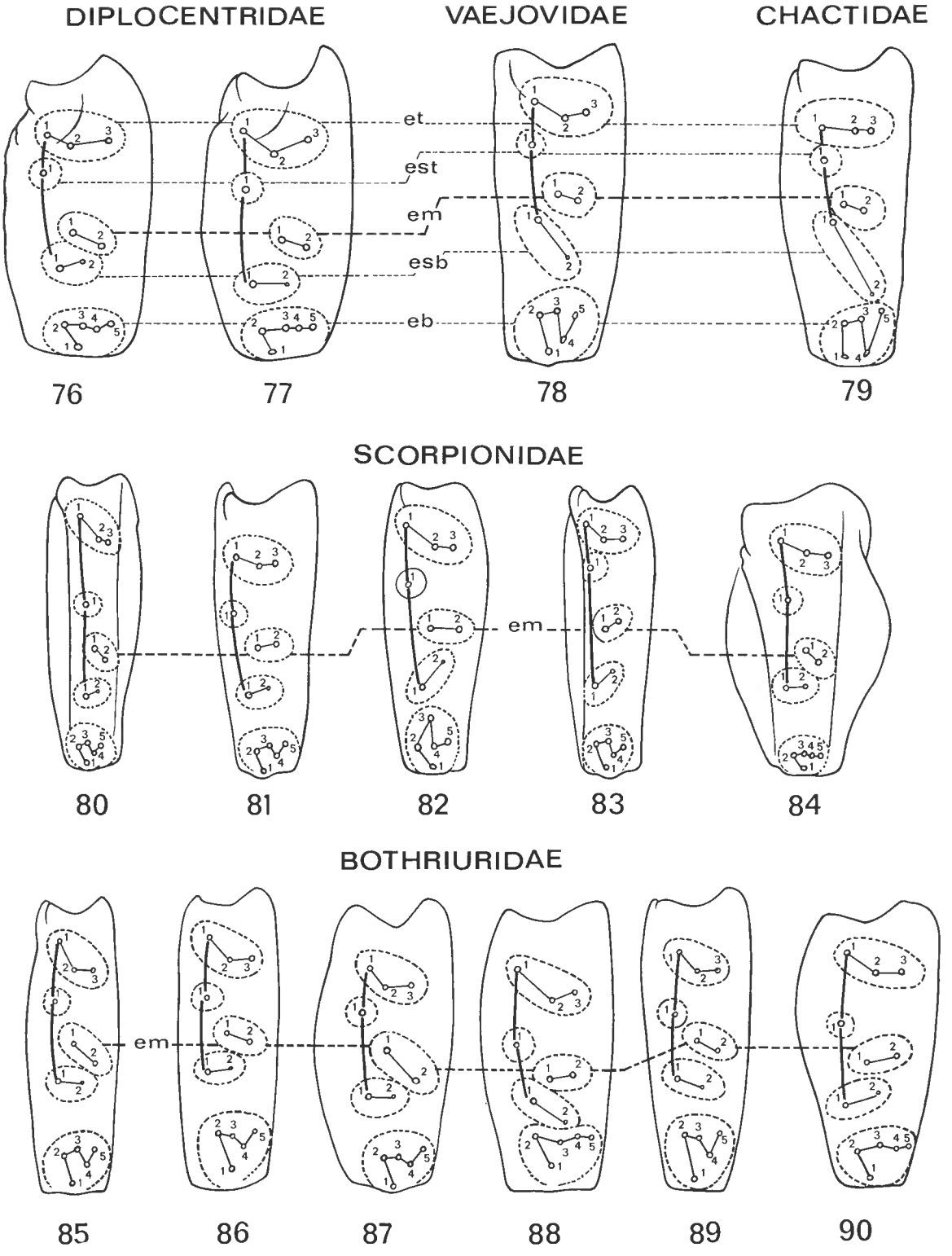
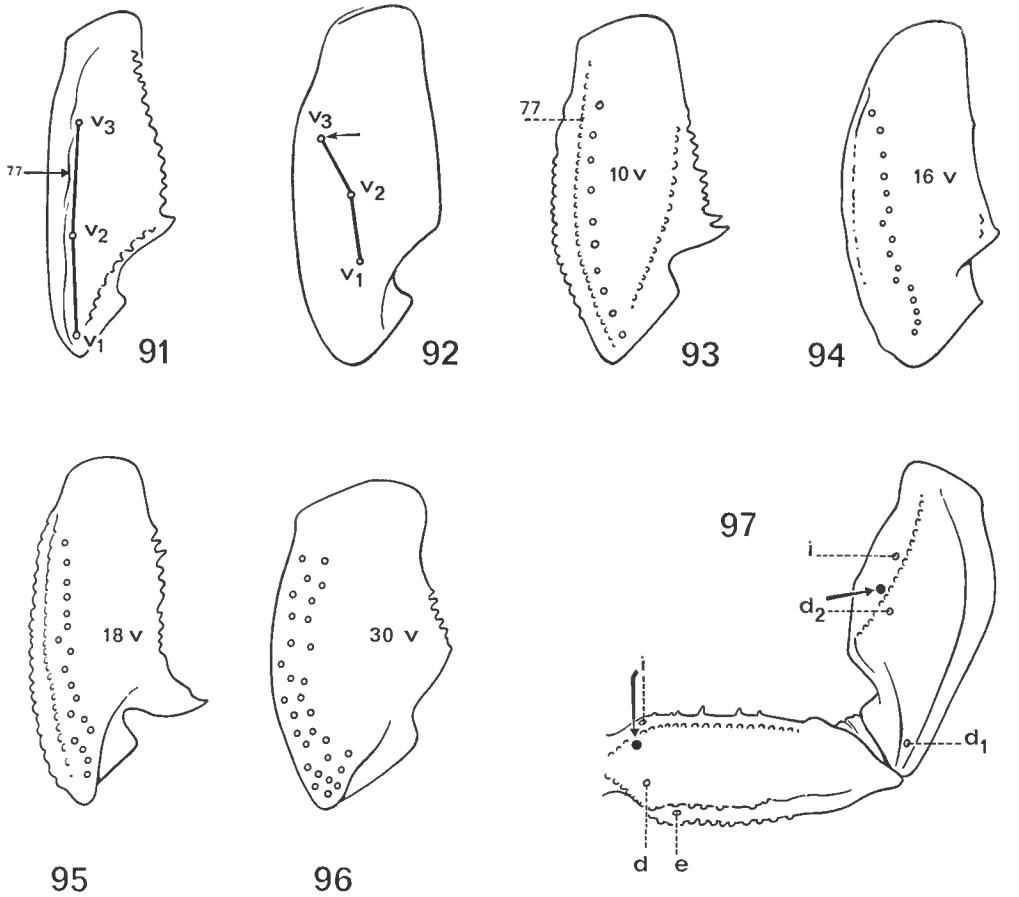


Fig. 76-90. — Scorpions. Orthobothriotaxie de type C. Face externe du tibia de la patte-mâchoire droite. 76 : *Didymocentrus antillanus*. 77 : *Bioculus* sp. 78 : *Uroctonus mordax*. 79 : *Belisarius xambeui*. 80 : *Hormiops davidovi*. 81 : *Chiromachetes fergusoni*. 82 : *Iomachus politus*. 83 : *Opisthacanthus madagascariensis*. 84 : *Cheloctonus jonesi*. 85 : *Thestylus glazioui*. 86 : *Cercophonius squama*. 87 : *Centromachetes* sp. 88 : *Brachistosternus ehrenbergi*. 89 : *Urophonius brachycentrus*. 90 : *Timogenes* sp. Le territoire *em* est toujours extérieur (ventral) par rapport à une ligne, en trait plein, réunissant : et_1, est_1, esb_1.



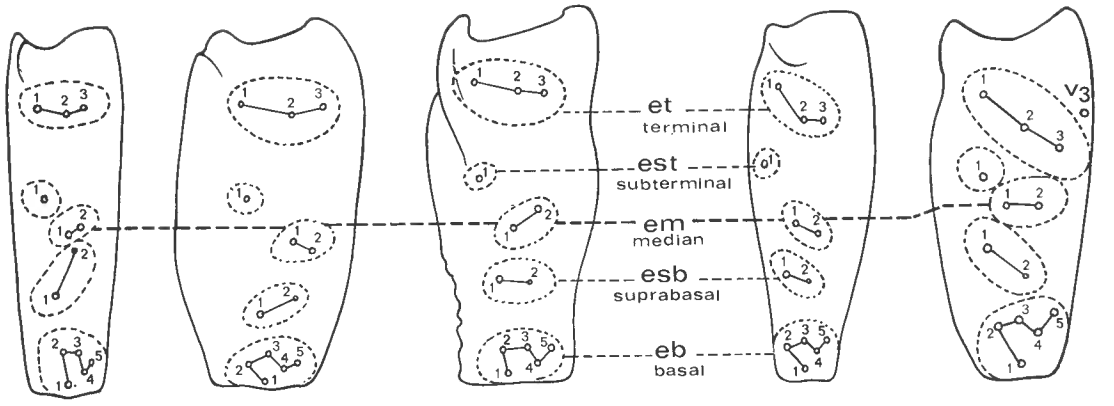
TYPE C SCORPIONIDAE

Fig. 91-96. — Tibia de la patte-mâchoire droite, face ventrale. 91 : *Opisthophthalmus pallidipes*. 92 : *Lisposoma elegans* ; la trichobothrie V_3 est très nettement émigrée face externe (voir fig. 102). 93 : *Heteroscorpion opisthacanthoides*. 94 : *Hemihoplopus yaschenkoi*. 95 : *Hadogenes tityrus*. 96 : *Pandinus imperator*.

Fig. 97. — Fémur et tibia d'*Hemiscorpion maindroni* vus dorsalement. Sur le fémur, la trichobothrie interne *i* (en noir) est émigrée dorsalement chez *Scorpio maurus* ; sur le tibia, la trichobothrie dorsale d_2 (en noir) est émigrée sur la face interne chez *Heterometrus*, *Pandinus*, *Opisthophthalmus*, *Scorpio* etc. 77 est le numéro de code de la carène ventrale latérale.

Fig. 98-102. — Tibias orthobothriotaxiques à 13 trichobothries, vus de la face externe (patte-mâchoire droite). 98 : *Hormurus caudicula*. 99 : *Scorpio maurus*. 100 : *Ischnurus ochropus*. 101 : *Hemiscorpion maindroni*. 102 : *Lisposoma elegans*, avec trichobothrie ventrale V_3 émigrée face externe.

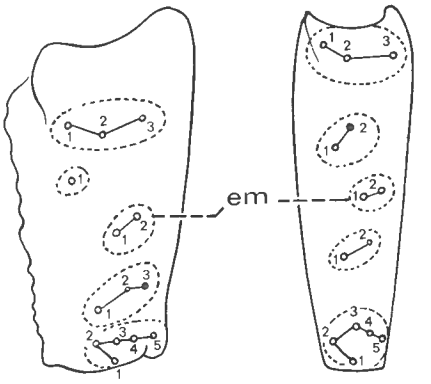
Fig. 103-109. — Tibias néobothriotaxiques vus de la face externe (patte-mâchoire droite). 103 : *Pandinus* (*Pandinopsis*) *dictator*, 14 trichobothries dont une accessoire, en noir, esb_3. 104 : *Opisthophthalmus pallidipes*, 14 trichobothries dont une accessoire, en noir, est_2. 105 :*Habibiella gaillardi*, 15 trichobothries dont deux accessoires, en noir, est_2, esb_3. 106 : *Heteroscorpion opisthacanthoides*, 18 trichobothries dont 5 accessoires inscrites en noir ; ce nombre variant légèrement selon les spécimens. 107 : *Urodacus abruptus*, 21, trichobothries dont 8 accessoires, inscrites en noir ; le nombre de ces trichobothries varie selon les spécimens. 108 : *Hemihoplopus yaschenkoi*. 109 : *Hadogenes tityrus*. Les diagrammes n'ont d'autre but que de permettre un comptage rapide des trichobothries. Chez ces 2 espèces, présence de la petite trichobothrie esb_2.



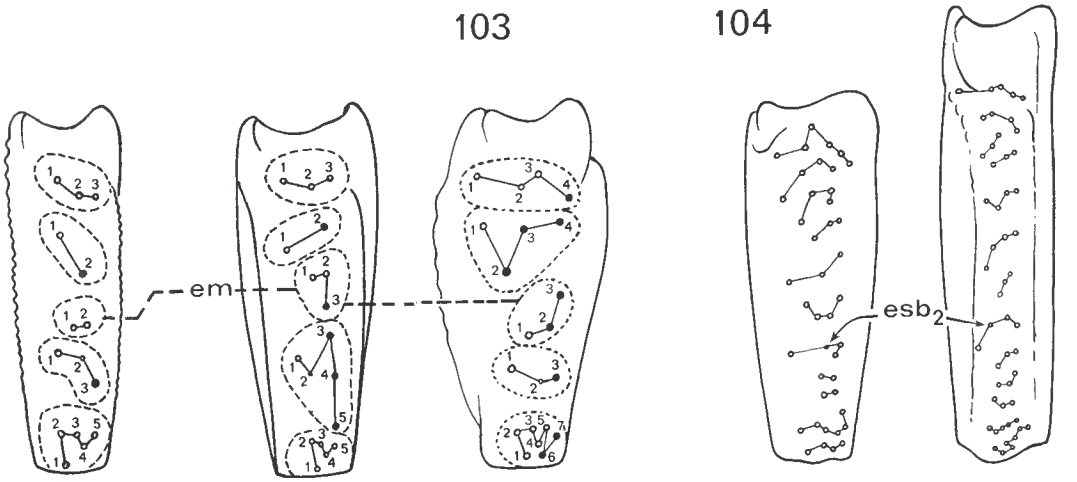
98 99 100 101 102

TYPE C

SCORPIONIDAE



103 104



105 106 107 108 109

(Légendes page précédente.)

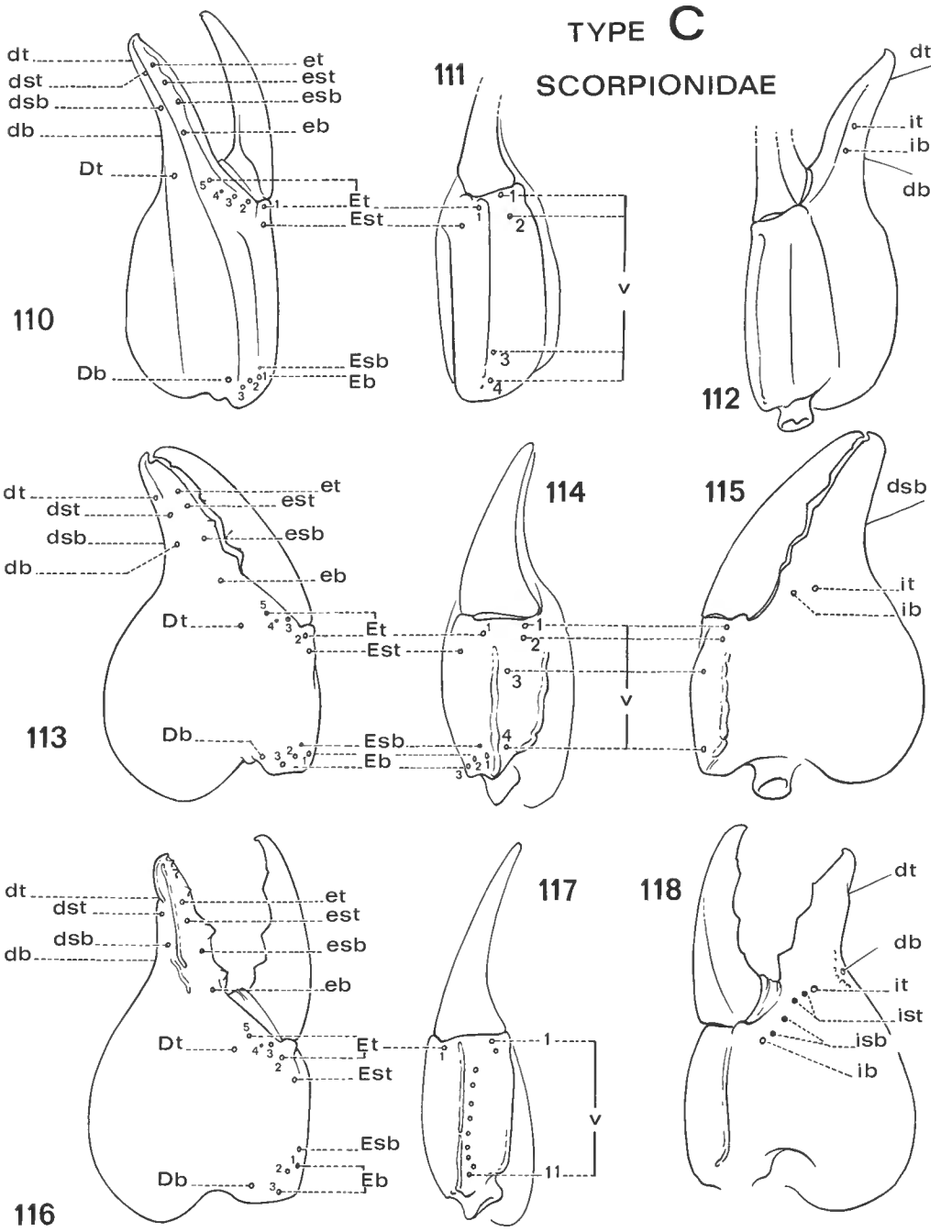
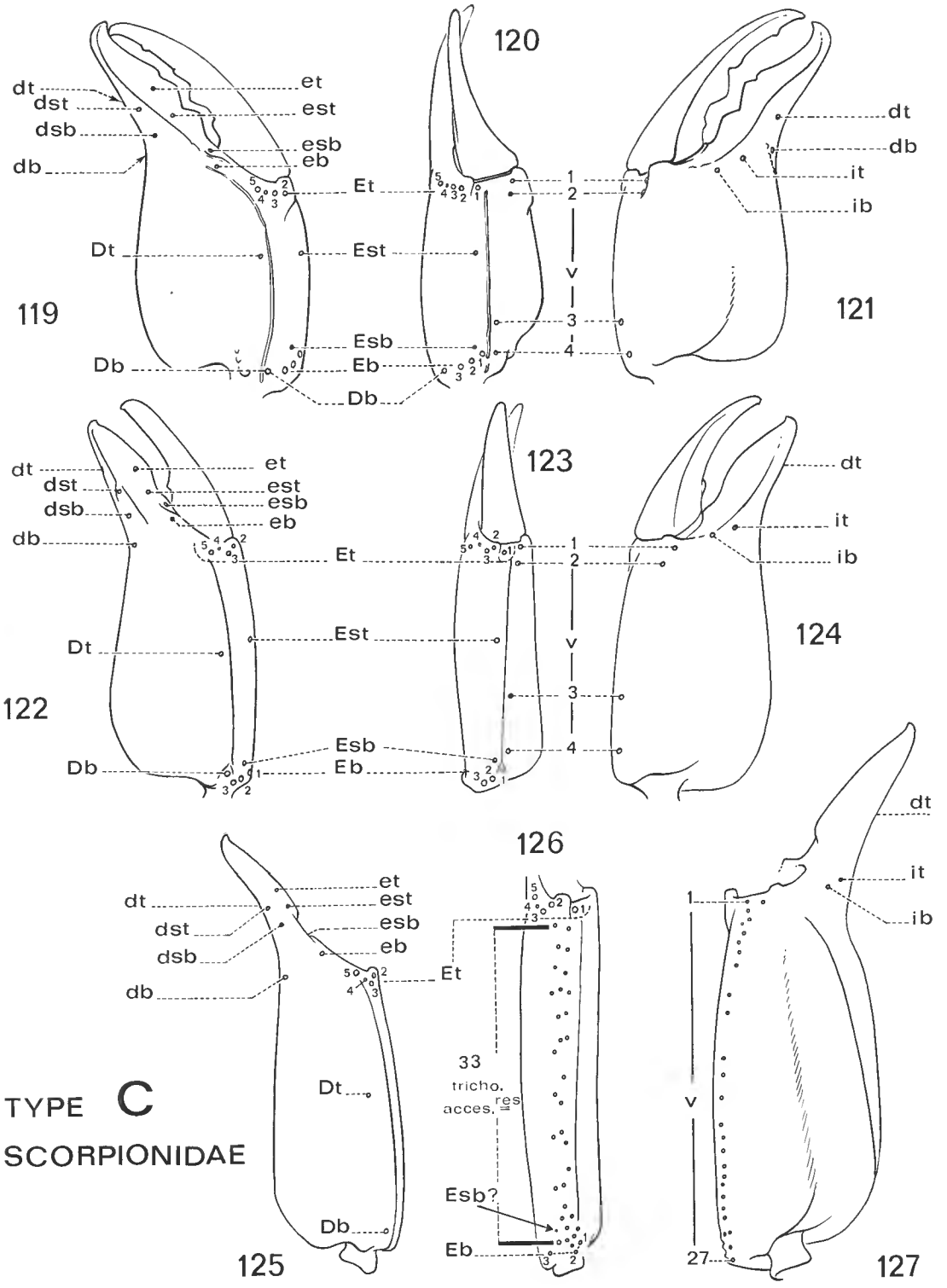


Fig. 110-115. — Pinces orthobothriotaxiques à 26 trichobothries (patte-mâchoire droite). 110-112 : *Hemiscorpion maindroni*. 113-115 : *Pandinus* (*Pandinopsis*) *dictator*.

Fig. 116-118. — Pinces néobothriotaxiques à 37 trichobothries dont 11 accessoires, face ventrale de la main et face interne du doigt (patte-mâchoire droite) de *Pandinus* (*Pandinops*) *hawckeri*.



TYPE C

SCORPIONIDAE

Chactidae (4 genres sur 11 étudiés soit 37 %) : *Belisarius* (fig. 168, 173 : tibia ; fig. 187 à 189 : pince) ; *Calchas* (fig. 166, 180, 214, 215 : tibia ; fig. 196 à 198, 212, 213 : pince) ; *Superstitionia* (fig. 182 : tibia) ; *Typhlochactas* (fig. 167 : tibia ; fig. 199 à 201 : pince).

Bothriuridae (1 genre sur 9 étudiés, soit 11 %) : *Thestylus* (fig. 85 : tibia).

IV. 4. 3. **Émigration de certaines trichobothries fondamentales**

Dans l'exposé de nos clés de détermination des genres, famille par famille, nous préciserons en détail les émigrations et les déplacements de certaines trichobothries fondamentales. Les quelques exemples que nous allons fournir n'ont d'autre but que d'attirer l'attention du systématicien sur le rôle que joue, en classification, la dynamique de la trichobothriotaxie.

Il arrive que la trichobothrie interne du fémur *i* (fig. 97), dans certains cas (*Scorpio* par exemple), devienne dorsale, que la trichobothrie d_2 du tibia (chez *Scorpio*, *Heterometrus*, *Pandinus*, *Opisthophthalmus*, par exemple) vienne se placer sur la face interne de l'article.

Les émigrations les plus intéressantes à signaler sont celles qui affectent les trichobothries ventrales du tibia. Rappelons qu'une émigration ne modifie en rien le nombre total des trichobothries fondamentales. Chez *Vaejovis* (fig. 138), *Caraboctonus* (fig. 139), *Syntropis* (fig. 140), la trichobothrie V_3 est venue se placer près des trichobothries *et* de la face externe de l'article ; aussi ne trouve-t-on plus que 2 trichobothries ventrales (V_1, V_2) sur cette face du tibia (fig. 145). Ce fait, courant chez les Vaejovidae, se constate chez *Lisposoma* (fig. 92 et 102) qui est un Scorpionidae. Nous en reparlerons dans nos conclusions.

Chez *Typhlochactas* (fig. 167), 2 trichobothries ventrales sont présentes (V_1, V_3), la trichobothrie V_2 est passée sur la face externe (fig. 183) où l'on compte 14 trichobothries au lieu de 13.

L'émigration trichobothriale la plus spectaculaire que nous connaissons est celle réalisée par les deux trichobothries ventrales (V_2 et V_3) du tibia de deux espèces appartenant à deux familles différentes et qui, toutes deux, ne possèdent plus qu'une seule trichobothrie ventrale, V_1, alors que les deux autres sont passées sur la face externe. C'est ce que montre sans discussion les figures 214 et 215 pour *Calchas nordmanni* (Chactidae) et les figures 218 et 219 pour *Iurus dufoureius* (Vaejovidae). Nous commenterons dans nos conclusions l'extraordinaire ressemblance de la trichobothriotaxie de ces deux espèces.

Fig. 119-124. — Pinces orthobothriotaxiques à 26 trichobothries (patte-mâchoire droite). 119-121 : *Ischnurus ochropus*. 122-124 : *Iomachus politus*.

Fig. 125-127. — Pince néobothriotaxique d'*Hadogenes tityrus* à 77 trichobothries ; certains spécimens d'*Hadogenes* sp. n'en possèdent que 50.

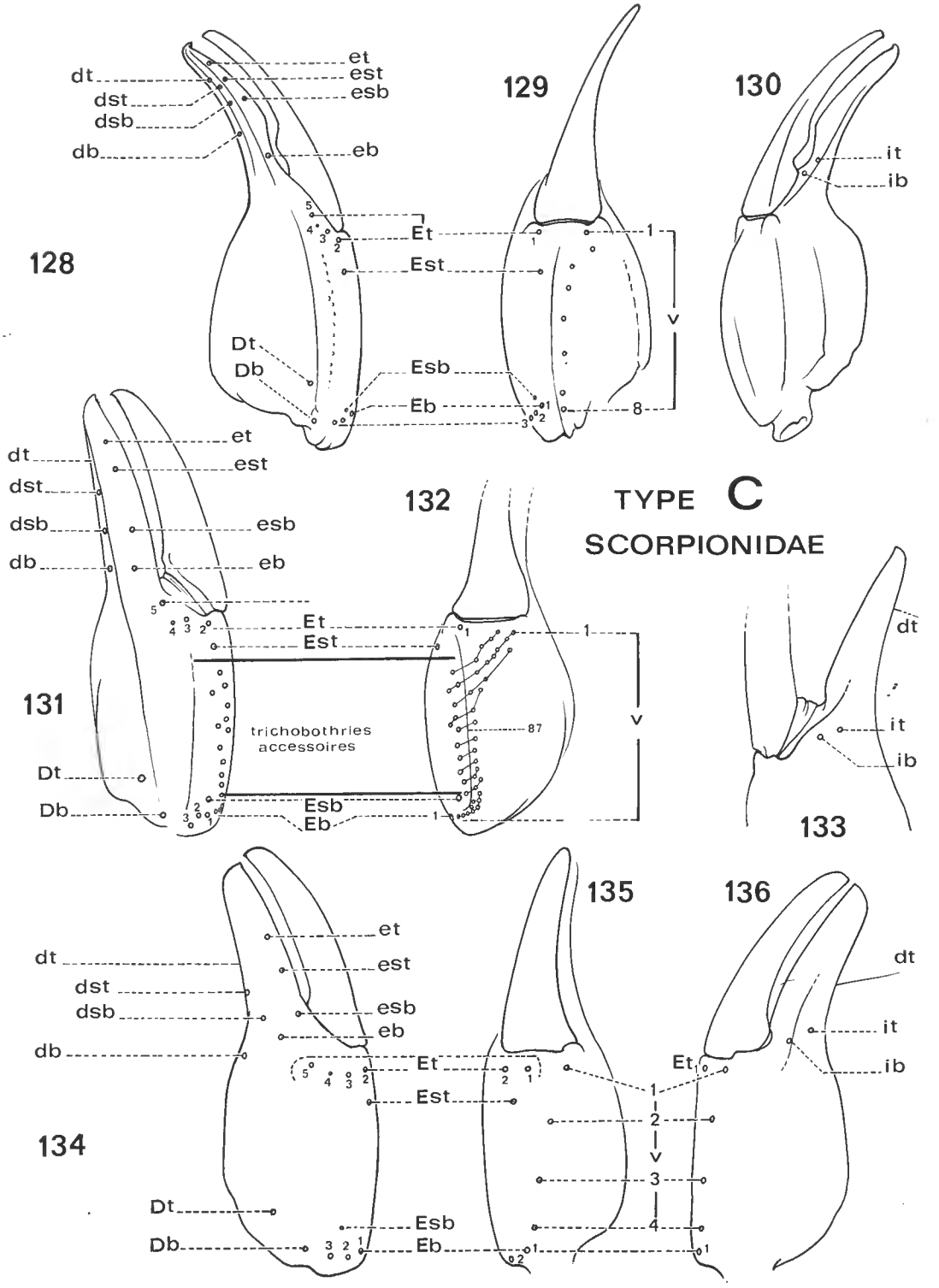

128
129
130
131
132
133
134
135
136
TYPE C
SCORPIONIDAE
et
est
esb
eb
dt
dst
dsb
db
Et
Est
Esb
Eb
Dt
Db
it
ib
v
trichobothries
accessoires

Fig. 128-130. — Pince néobothriotaxique à 30 trichobothries dont 4 accessoires face ventrale de la main d'*Heteroscorpion opisthacanthoides* (patte-mâchoire droite). Le nombre des trichobothries de cette face varie de 6 à 12.

Fig. 131-133. — Pince néobothriotaxique à 66 trichobothries dont 40 face ventrale et face externe de la main (132) chez *Hemihoplopus yaschenkoi* (patte-mâchoire droite). Les diagrammes de la figure 132 montrent comment les trichobothries accessoires de la face ventrale sont venues se réfugier sur la face externe de la main (131).

Fig. 134-136. — Pince orthobothriotaxique à 26 trichobothries de *Lisposoma elegans*.

Fig. 137. — Fémur et tibia orthobothriotaxiques de la patte-mâchoire droite d'*Uroctonus mordax* (voir fig. 78).

Fig. 138. — Face externe du tibia orthobothriotaxique à 13 trichobothries fondamentales de *Vaejovis spinigenus* ; la trichobothrie ventrale V_3 a émigré face externe.

Fig. 139. — Face externe du tibia néobothriotaxique à 14 trichobothries dont une accessoire, en noir, em_3, de *Caraboctonus keyserlingi*.

Fig. 140. — Face externe du tibia orthobothriotaxique à 13 trichobothries fondamentales de *Syntropis macrura*.

Fig. 141. — Face externe du tibia orthobothriotaxique à 13 trichobothries fondamentales de *Iurus dufoureius*, avec 2 trichobothries ventrales émigrées, V_3, V_2, ce qui ne donne plus qu'une seule ventrale (au lieu de 3), V_1 (fig. 144). Dans les figures 138 à 141, remarquer la petitesse de l'aréole de la trichobothrie esb_2.

Fig. 142. — Face externe du tibia néobothriotaxique à 59 trichobothries, de *Dasyscorpiops grandjeani*, le diagramme n'a d'autre but que de faciliter le comptage.

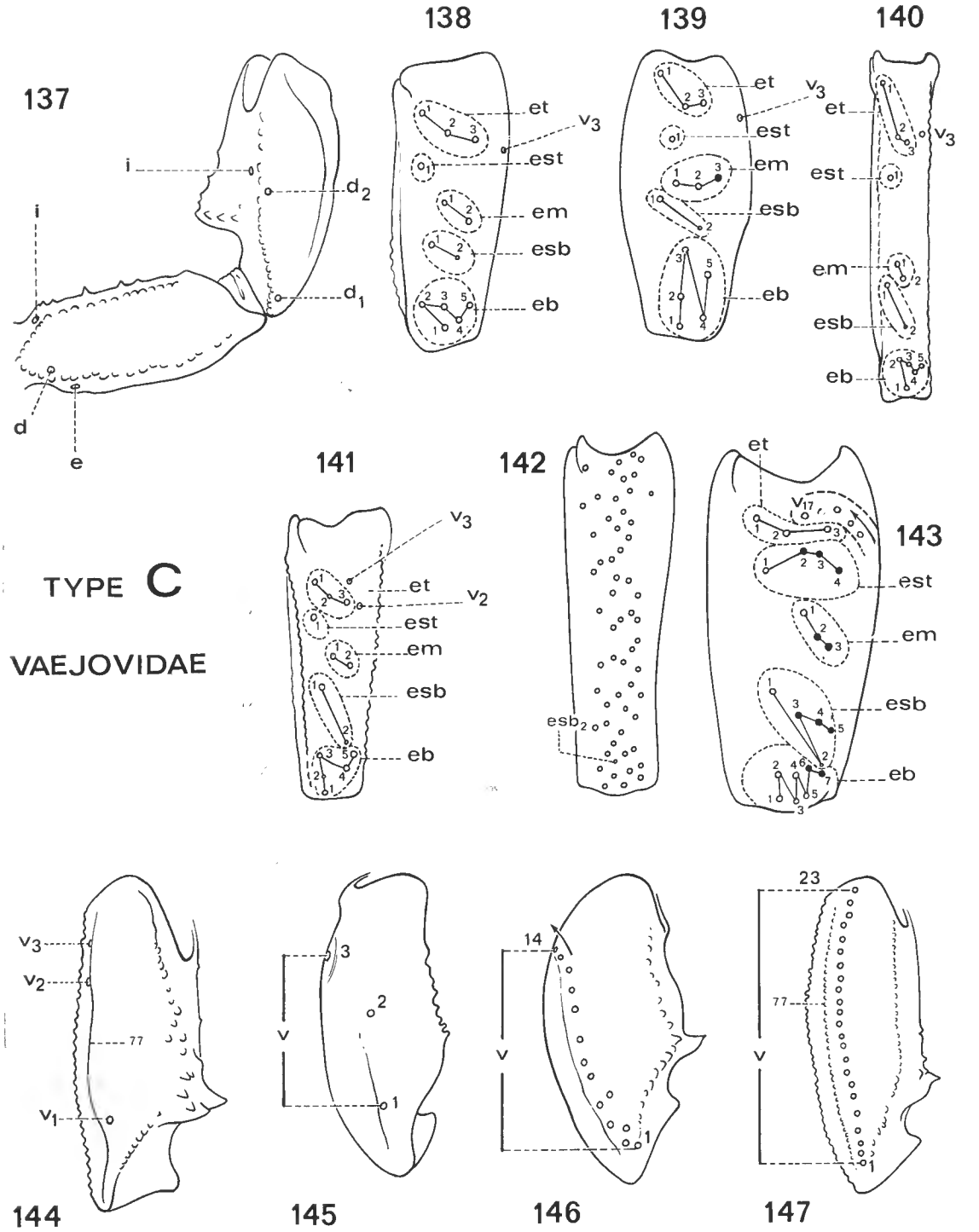
Fig. 143. — Face externe du tibia néobothriotaxique d'*Anuroctonus phaeodactylus*, 22 trichobothries auxquelles s'ajoutent 5 trichobothries ventrales, V_{13} à V_{17}, venues se réfugier sur cette face (voir fig. 146).

Fig. 144. — Face ventrale du tibia orthobothriotaxique de *Iurus dufoureius* avec une seule trichobothrie, V_1, les 2 autres, V_2. V_3, émigrées face externe (voir fig. 141).

Fig. 145. — Face ventrale du tibia orthobothriotaxique de *Caraboctonus keyserlingi* avec 2 trichobothries V_1, V_2 ; V_3 est émigrée face externe (voir fig. 139).

Fig. 146. — Face ventrale du tibia néobothriotaxique d'*Anuroctonus phaeodactylus*.

Fig. 147. — Même face chez *Dasyscorpiops grandjeani*.



(Légendes p. 925).

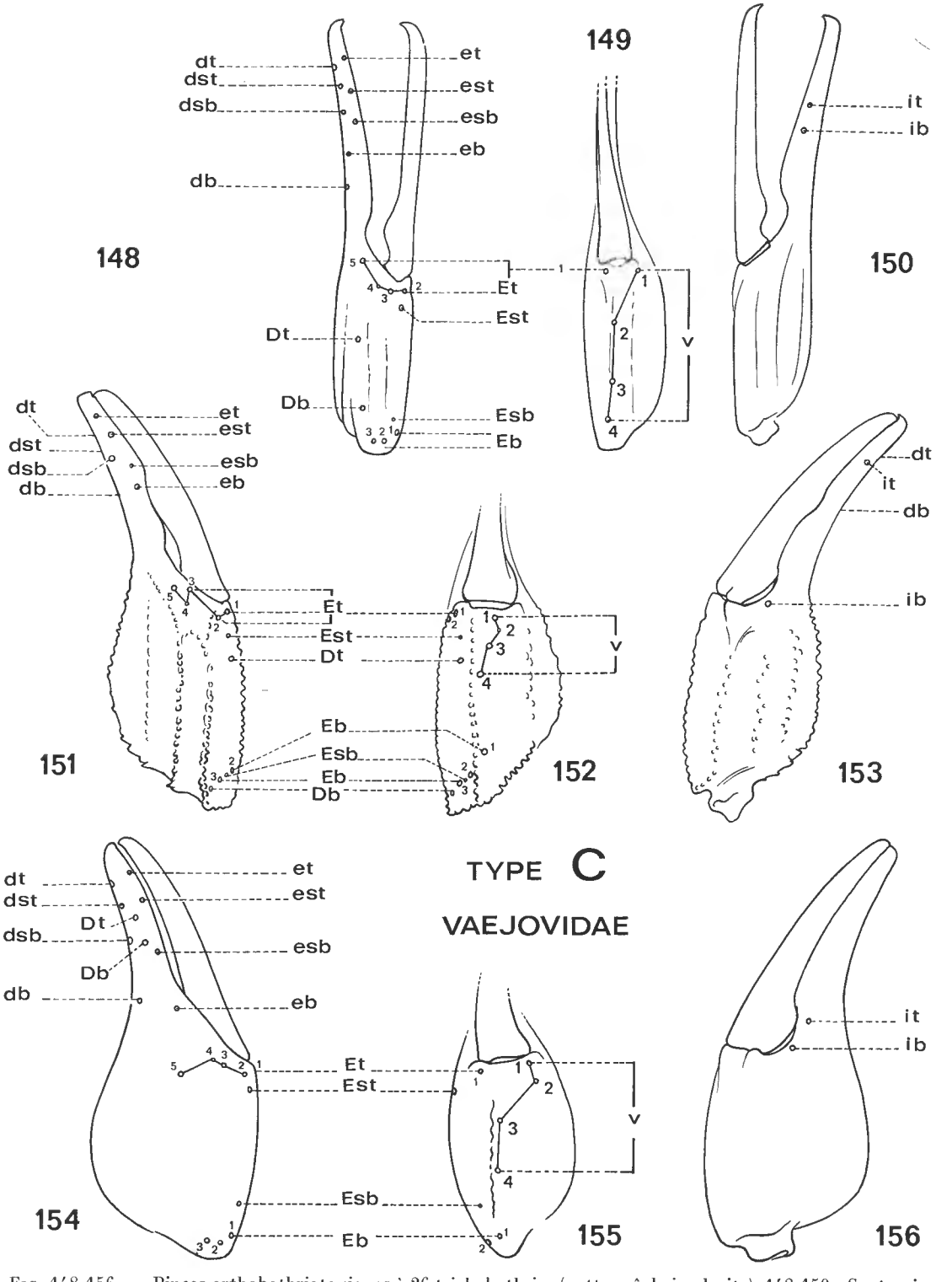


Fig. 148-156. — Pinces orthobothriotaxiques à 26 trichobothries (patte-mâchoire droite). 148-150 : *Syntropis macrura*. 151-153 : *Iurus dufoureius*. 154-156 : *Caraboctonus keyserlingi*.

IV. 4. 4. **Remarques générales sur les néobothriotaxies de type C**

Dans le type C, la néobothriotaxie est toujours majorante ; le nombre total de trichobothries est toujours supérieur à 48 (nombre de trichobothries fondamentales de ce type).

Le nombre des trichobothries accessoires peut aller de 1 à plus de 100, c'est dire combien est complexe l'action de la néobothrichie et combien sont difficiles à classer tous les cas de néobothriotaxie.

L'étude comparée de 38 genres ou sous-genres néobothriotaxiques conduit aux remarques suivantes (cf. tableau IV) :

1. Certains articles portent des trichobothries accessoires, d'autres ne possèdent que les trichobothries fondamentales. On peut donc, selon les cas et dans le cadre même de l'espèce ou du genre, parler d'articles orthobothriotaxiques et d'articles néobothriotaxiques.

2. Le tibia est l'article le plus atteint par la néobothrichie mais uniquement sur ses faces ventrale et externe. Dans les formes orthobothriotaxiques il existe 16 trichobothries fondamentales sur ces deux faces. Dans les cas de néobothriotaxie, on en compte de 17 à 82 (fig. 142 et 147). Lorsque le nombre des trichobothries accessoires de la face ventrale est élevé, certaines d'entre elles viennent se placer sur la face externe de l'article (*Anuroctonus*, fig. 143 et 146).

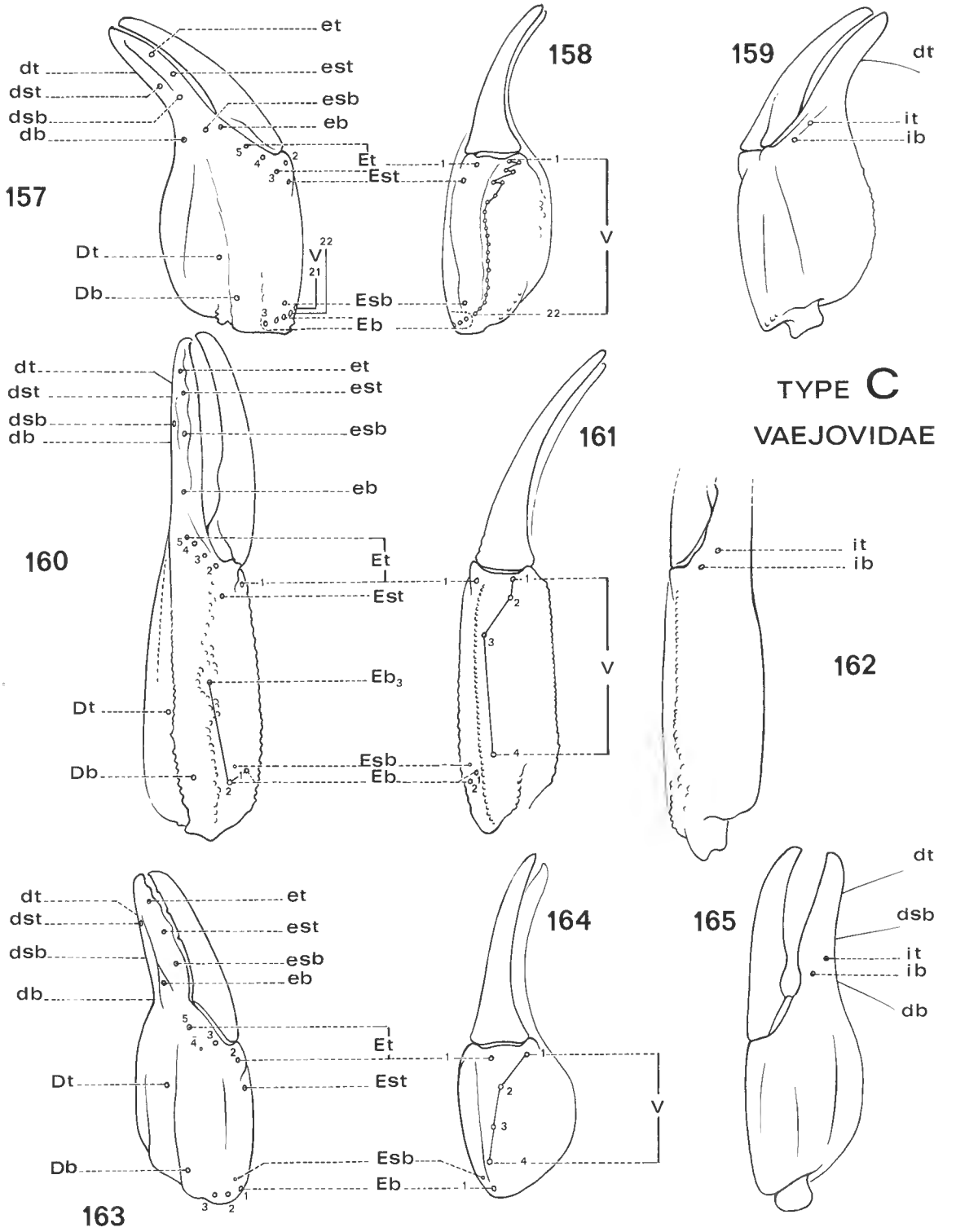
3. La face ventrale de la main est la seule à posséder des trichobothries accessoires. Au lieu de 4 trichobothries fondamentales, on peut en compter de 5 à 30. Si parfois, sur la face externe de la main, on trouve quelques trichobothries supplémentaires, on peut les considérer comme des trichobothries accessoires ventrales venues occuper la face externe soit en son milieu (fig. 131 et 132), soit à sa base (fig. 158) ; il y a, alors, continuité entre la série externe de la base de la main : Eb_1, Eb_2, Eb_3, et la série ventrale [1].

4. Si le doigt possède des trichobothries accessoires, c'est uniquement sur sa face interne. Au lieu des 2 trichobothries fondamentales, on peut en compter 3, 4, 5 (fig. 186), 6 (fig. 118), 7 et au maximum 8.

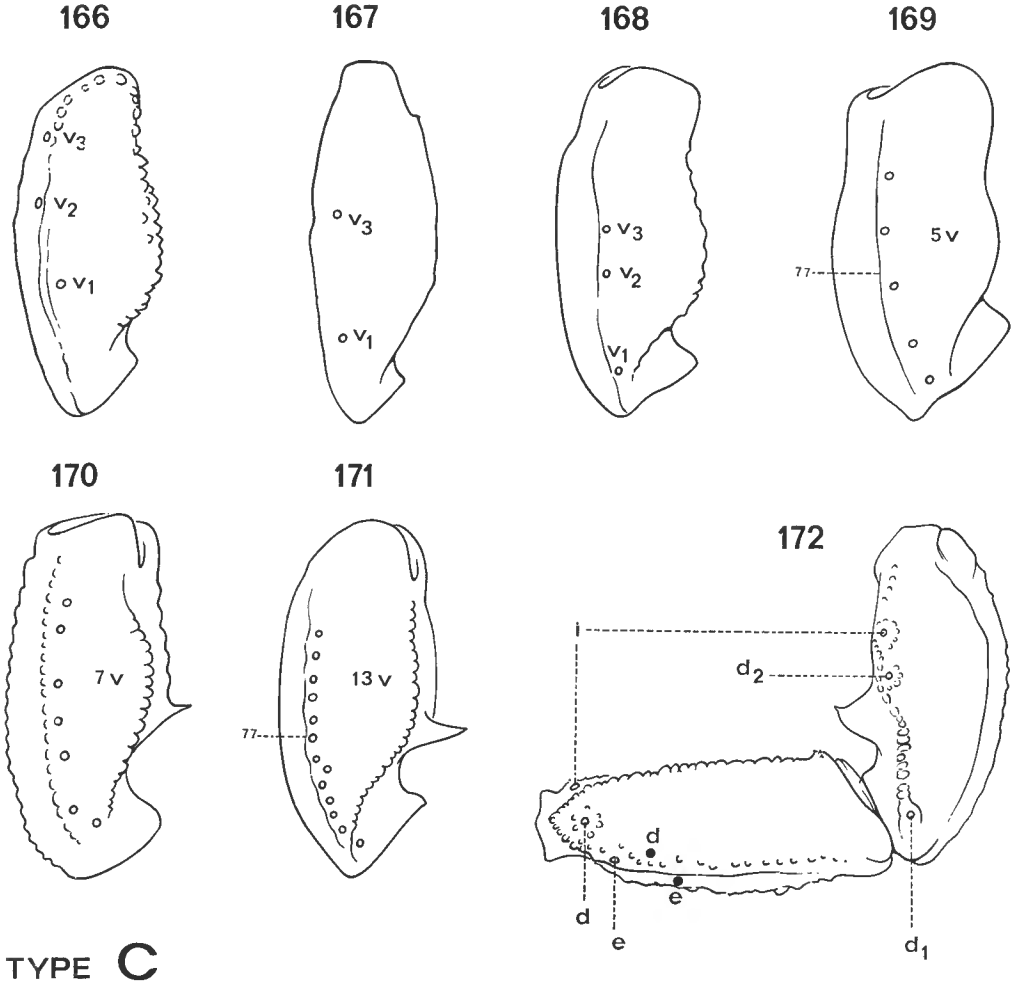
5. Dans la plupart des cas de néobothrichie, sauf lorsqu'il y a désordre (apparent), c'est-à-dire pléthotaxie (fig. 96, 108, 109, 126, 131, 132, 142, 207 et 211), il paraît possible à priori d'affecter d'un sigle toutes les trichobothries qu'elles soient ou non fondamentales. Aussi, dans les figures 6 à 10 nous avons tenté de préciser le sigle de chaque trichobothrie, tout en reconnaissant l'aspect théorique de notre interprétation.

6. La reconnaissance de cinq territoires sur la face externe du tibia et la nomenclature des trichobothries qui y habitent est selon nous de grande importance en taxonomie. C'est la raison pour laquelle nous avons essayé de les préciser en tenant compte des émigrations ou des déplacements de trichobothries. Les nombreuses figures que nous donnons de la face externe du tibia qu'elle soit ortho- ou néobothriotaxique (fig. 63 à 65, 76 à 90, 98 à

1. Notre collègue E. Maury (*in lit.*) nous signale que chez certaines espèces de *Brachistosternus* (Bothriuridae) cette série déborde sur la face ventrale de la main. De ce fait, il compte non plus 3, mais 5 trichobothries *Eb*.



Légendes p. 930.



TYPE C

CHACTIDAE

Fig. 166-171. — Face ventrale du tibia de la patte-mâchoire droite. 166 : Tibia orthobothriotaxique (3 trichobothries) de *Calchas nordmanni* ; V_2, V_3 sont émigrées face externe (voir fig. 214). 167 : Tibia orthobothriotaxique (3 trichobothries) de *Typhlochactas reddelli* ; V_2 est émigrée face externe (voir fig. 183). 168 : Tibia orthobothriotaxique (3 trichobothries) de *Belisarius xambeui*. 169 : Tibia néobothriotaxique de *Teuthraustes amazonicus*. 170 : Tibia néobothriotaxique de *Megacormus granosus*. 171 : Tibia néobothriotaxique d'*Euscorpius flavicaudis*.

Fig. 172. — Fémur et tibia, vus dorsalement, d'*Euscorpius carpathicus*. Les deux trichobothries *d* et *e*, en noir, sont celles de *Broteas delicatus*.

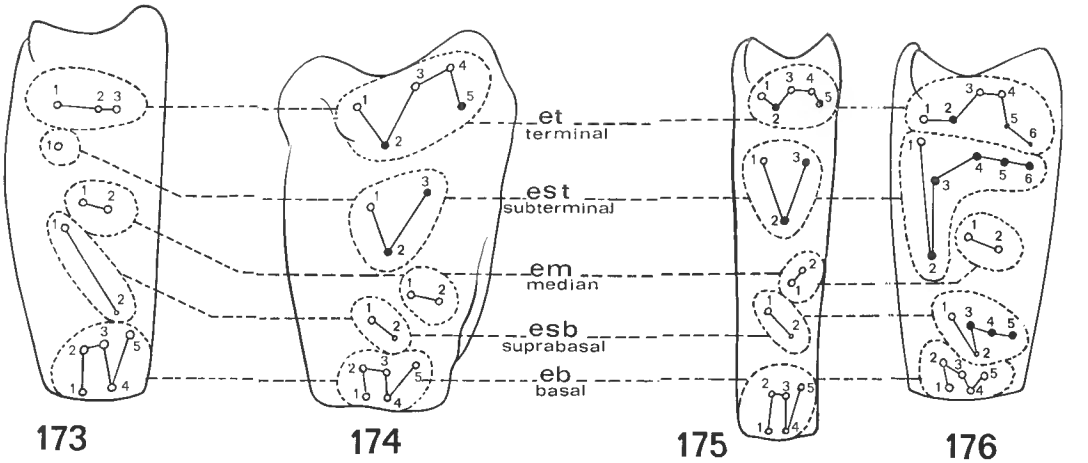
Fig. 157-159. — Pince néobothriotaxique à 44 trichobothries (patte-mâchoire droite) d'*Anuroctonus phaeodactylus* ; le nombre des trichobothries ventrales de la main (158) varie et certaines d'entre elles viennent se placer face externe (157).

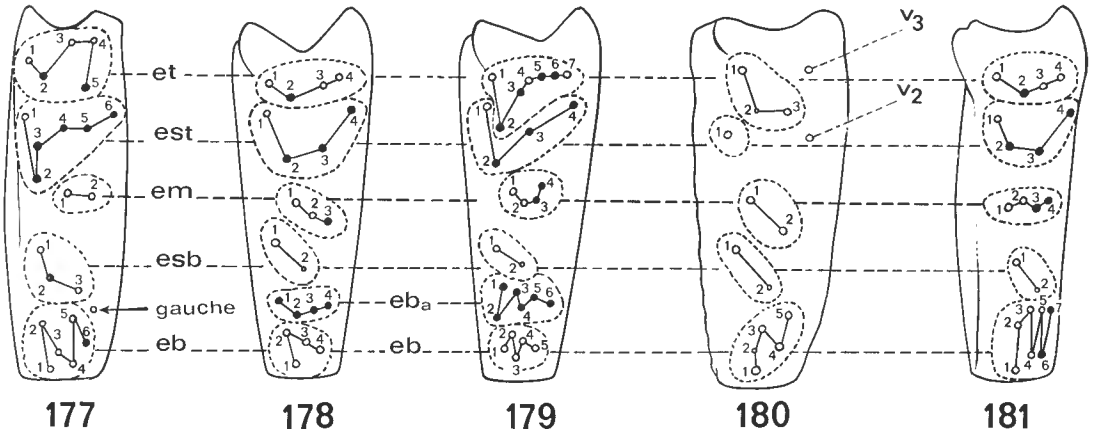
Fig. 160-162. — Pince orthobothriotaxique à 26 trichobothries (patte-mâchoire droite) de *Dasyscorpiops grandjeani* ; remarquer le diagramme : Eb_1, Eb_2, Eb_3.

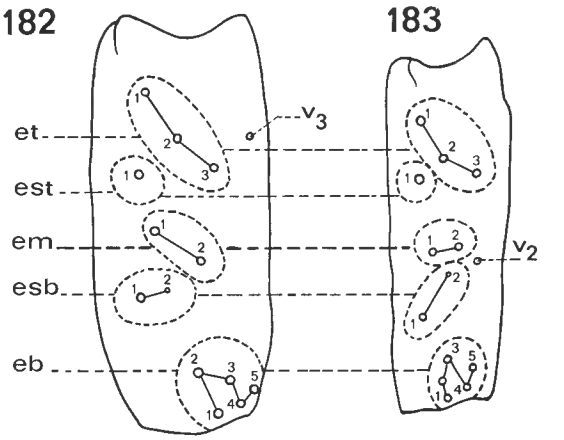
Fig. 163-165. — Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) (patte-mâchoire droite) de *Vaejovis spinigenus*.

Fig. 173-183. — Face externe du tibia de la patte-mâchoire droite. 173 : Tibia orthobothriotaxique (13 trichobothries) de *Belisarius xambeui*. 174 : Tibia néobothriotaxique (17 trichobothries) de *Teuthraustes amazonicus*. 175 : Tibia néobothriotaxique (17 trichobothries) de *Chactas laevipes*. 176 : Tibia néobothriotaxique (24 trichobothries) de *Broteas gervaisi*. 177 : Tibia néobothriotaxique (22 trichobothries) de *Chactopis insignis*. 178 : Tibia néobothriotaxique (21 trichobothries) d'*Euscorpius germanus*. 179 : Tibia néobothriotaxique (28 trichobothries) d'*Euscorpius flavicaudis* : eb_a, territoire basal accessoire. 180 : Tibia orthobothriotaxique (13 trichobothries) de *Calchas nordmani* ; V_2, V_3 : trichobothries ventrales émigrées face externe. 181 : Tibia néobothriotaxique (21 trichobothries) de *Megacormus granosus*. 182 : Tibia orthobothriotaxique (13 trichobothries) de *Superstitionia donensis* ; V_3 : trichobothrie ventrale émigrée. 183 : Tibia orthobothriotaxique (13 trichobothries) de *Typhlochactas reddelli* ; V_2 : trichobothrie ventrale émigrée (voir fig. 167).

Dans toutes ces figures, les trichobothries considérées comme accessoires sont en noir.







TYPE C

CHACTIDAE

(Légendes p. 931.)

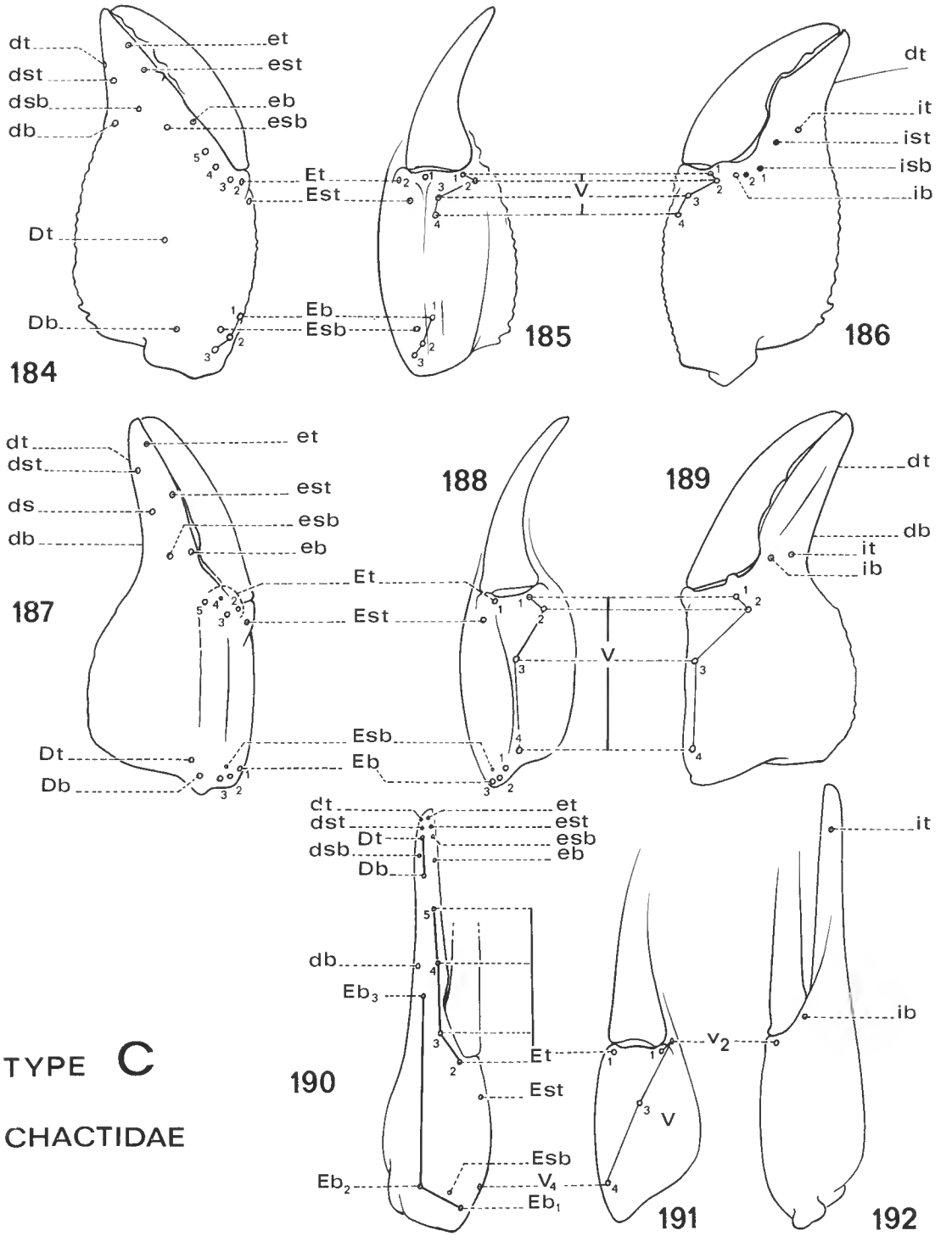


Fig. 184-192. — Pince de la patte-mâchoire droite de Chactidae. 184-186 : Pince néobothriotaxique (29 trichobothries) de *Teuthraustes amazonicus* ; les 3 trichobothries accessoires sont en noir, face interne du doigt (fig. 186). 187-189 : Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Belisarius xambeui*. 190-192 : Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Chactopis insignis* ; remarquer l'allongement des diagrammes de Eb_1, Eb_2, Eb_3, de Et_2, Et_3, Et_4, Et_5, l'émigration du couple *Db-Dt*, situé sur le doigt et non sur la main, et de V_2 face interne du doigt.

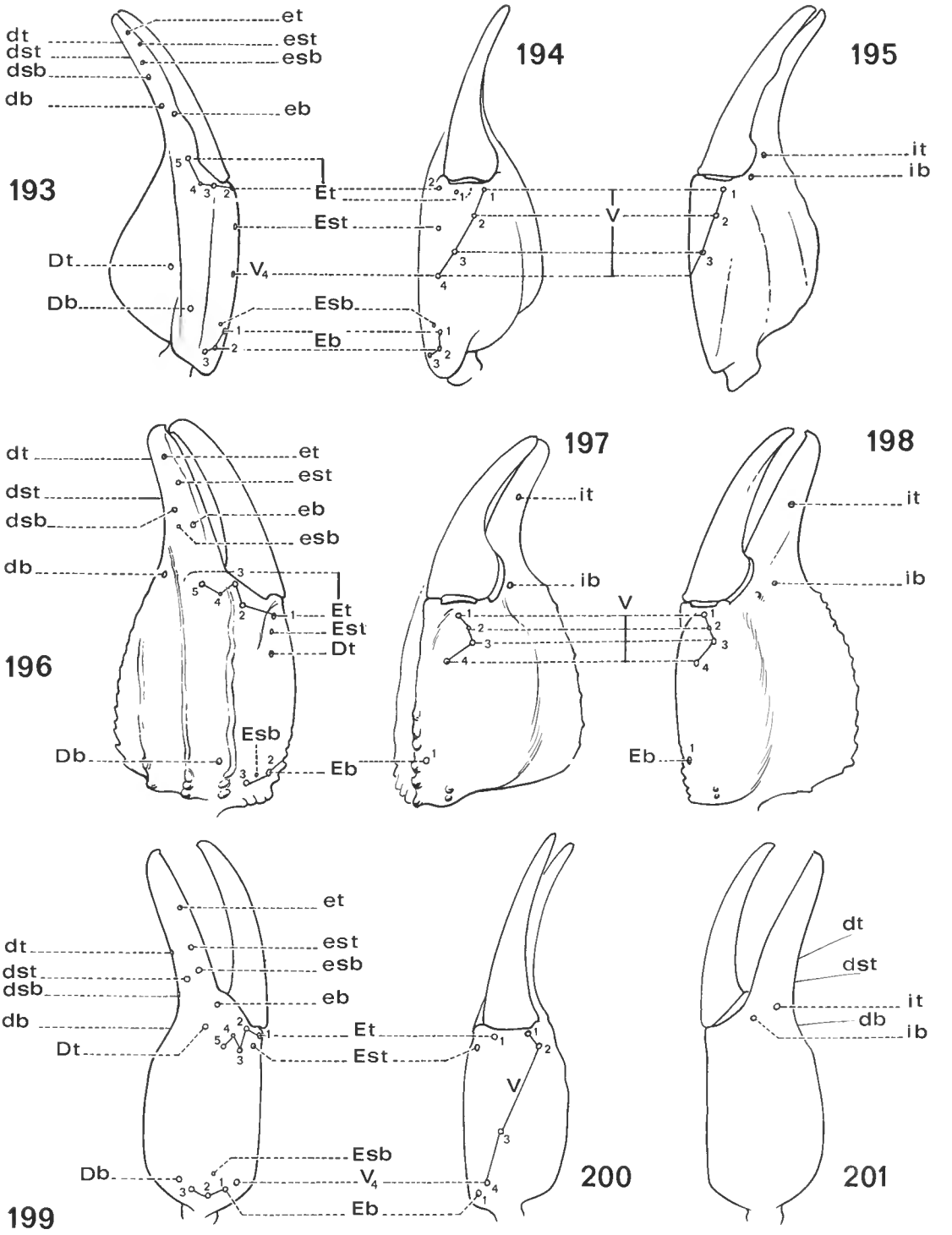


Fig. 193-201. — Pince de la patte-mâchoire droite de Chactidae. 193-195 : Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Megacormus granosus* ; remarquer le passage de V_4 sur la face externe (fig. 193). 196-198 : Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Calchas nordmanni* ; remarquer le déplacement de *Dt* vers la face ventrale (voir fig. 212). 199 à 201 : Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Typhlochactas reddelli* ; remarquer la migration de V_4 sur la face externe (fig. 199).

109, 138 à 143, 173 à 183, 209, 214 et 218) prouvent l'intérêt que nous portons à la description précise de la disposition des trichobothries et à leur nomenclature.

Les diagrammes que nous avons établis, si théoriques qu'ils puissent paraître, l'ont été après mûres réflexions et après comparaison de toutes les trichobothriotaxies connues de nous ; nous les utilisons souvent dans nos clés de détermination.

TABLEAU IV. — Genres et sous-genres néobothriotaxiques dans lesquels un article au moins est resté orthobothriotaxique.

Le chiffre entre parenthèses indique, par famille, le nombre des genres dont tous les articles sont orthobothriotaxiques ; 0 : orthobothriotaxie ; + : néobothriotaxie majorante ; — : néobothriotaxie minorante.

	TIBIA	PINCE		FÉMUR
		Main	Doigt	
Type C. Bothriuridae (1)				
Vachonia	+	+	0	+
Brachistosternus (s.g.)	+	+	0	0
Timogenes (s.g.)	+	+	0	0
Brachistosternus (s.g.)	—	+	0	0
Brachistosternus (s.g.)	0	+	0	0
Timogenes (s.g.)	0	+	0	0
Centromachetes	0	+	0	0
Urophonius	0	+	0	0
Phoniocercus	0	+	0	0
Cercophonius	0	+	0	0
Bothriurus	0	+	0	0
Type C. Chactidae (4)				
Teuthraustes (s.g.)	+	0	+	0
Euscorpius (s.g.)	+	+	0	0
Euscorpius (s.g.)	+	0	0	0
Chactas	+	0	0	0
Broteas	+	0	0	0
Broteochactas	+	0	0	0
Chactopis	+	0	0	0
Megacormus	+	0	0	0
Teuthraustes (s.g.)	+	0	0	0
Type C. Scorpionidae (11)				
Pandinus (*Pandinops*)	+	+	+	0
Pandinus (*Pandinus*)	+	+	0	0
Protophthalmus (s.g.)	+	+	0	0
Hadogenes	+	+	0	0
Urodacus	+	+	0	0
Hemihoplopus	+	+	0	0
Heteroscorpion	+	+	0	0
Habibiella	+	+	0	0

	Tibia	Pince		Fémur
		Main	Doigt	
Opisthophthalmus	+	0	0	0
Protophthalmus (s.g.)	+	0	0	0
Pandinus (*Pandinopsis*)	+	0	0	0
Type C. Vaejovidae (5)				
Hadrurus	+	+	+	0
Hadrurus (*atzecus*)	+	+	0	0
Anuroctonus	+	+	0	0
Scorpiops (s.g.)	+	+	0	0
Scorpiops (s.g.)	+	0	0	0
Caraboctonus	+	0	0	0
Hadruroides	+	0	0	0
Dasyscorpiops	+	0	0	0
Type A. Buthidae (34)				
Liobuthus	+	0	0	+
Buthiscus	0	0	0	+
Vachoniolus	+	0	0	0
Lissothus	0	0	—	—
Microbuthus sp.	0	—	0	—
Karasbergia	—	—	0	0
Orthochirus sp.	0	0	0	—
Zabius	0	0	0	—

Tableau V. — Variation du nombre total de trichobothries de la patte-mâchoire.

Type A (Buthidae)

Orthobothriotaxie : 40.
Néobothriotaxies minorantes : de 39 à 36.
Néobothriotaxies majorantes : de 41 à 46.

Type C

Orthobothriotaxie : 48.
Néobothriotaxies majorantes : de 49 (Scorpionidae, Vaejovidae, Bothriuridae) à ± 98 (Chactidae, *Euscorpius*), ± 106 (Bothriuridae, *Vachonia*), ± 147 (Vaejovidae, *Hadrurus*), ± 155 (Scorpionidae, *Hadogenes*).

V. IMPORTANCE TAXONOMIQUE ET PHYLOGÉNÉTIQUE DE LA TRICHOBOTHRIOTAXIE

Dès 1948, nous avons pressenti l'importance de la trichobothriotaxie chez les Scorpions, importance sous-estimée par nos prédécesseurs.

L'essentiel, à notre avis, était de créer un langage permettant de comparer entre elles les diverses trichobothries. Toutefois, rien ne pouvait être réalisé en ce domaine sans la définition de mots c'est-à-dire de sigles nommant chaque trichobothrie d'une manière définitive quelles que soient les variations topographiques de ladite trichobothrie.

La découverte de trois types de trichobothriotaxies, ontogénétiquement invariants, permet de ne pas tenir compte de l'âge du spécimen.

Il n'est pas question, certes, de donner priorité absolue à la trichobothriotaxie. C'est à chaque taxonomiste que revient le soin de lui donner, en classification, la place qui lui convient et le devoir d'étudier la trichobothriotaxie avec méthode et précaution, surtout lorsqu'il s'agit des néobothriotaxies à nombre élevé de trichobothries.

En conclusion à cette première partie de notre travail, nous avons jugé utile de donner deux exemples précis où la comparaison des trichobothriotaxies soulève, pour le taxonomiste et le phylogénéticien, de nombreux points d'interrogation.

V. 1. Possession de caractères identiques, tirés de la trichobothriotaxie, chez des espèces appartenant a des familles différentes

V. 1. 1. *Iurus dufoureius* (**Vaejovidae**) et *Calchas nordmanni* (**Chactidae**)

Ces deux espèces, de type C, sont orthobothriotaxiques. Elles possèdent 48 trichobothries : 3 au fémur, 19 au tibia et 26 à la pince. Elles ont la particularité de posséder en commun les 7 caractères suivants :

1. Existence d'une seule trichobothrie ventrale au tibia, V_1 (fig. 215 et 219). De ce fait, elles ont, non plus 13 trichobothries sur la face externe de l'article, mais 15 par émigration des 2 trichobothries V_2 et V_3 (fig. 214 et 218).

Fig. 202-204. — Pince néobothriotaxique (27 trichobothries de *Centromachetes* sp.). 202 : Vue face externe. 203 : Face ventrale. 204 : Face interne.

Fig. 205. — Face ventrale de la main de *Thestylus glazioui* dont la pince est orthobothriotaxique et n'a que 4 trichobothries ventrales.

Fig. 206. — Face ventrale de la main de *Timogenes* sp. à pince néobothriotaxique (28 trichobothries dont 6 face ventrale).

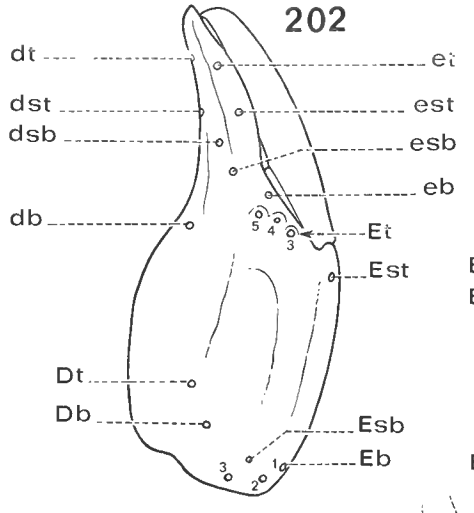
Fig. 207. — Face ventrale de la main de *Vachonia martinezi* dont la pince est néobothriotaxique (plus de 50 trichobothries) ; le diagramme n'a d'autre but que de faciliter le comptage des trichobothries.

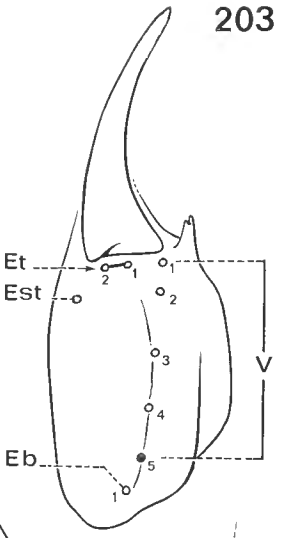
Fig. 208. — Fémur et tibia, vus dorsalement, de *Cercophonius squama*.

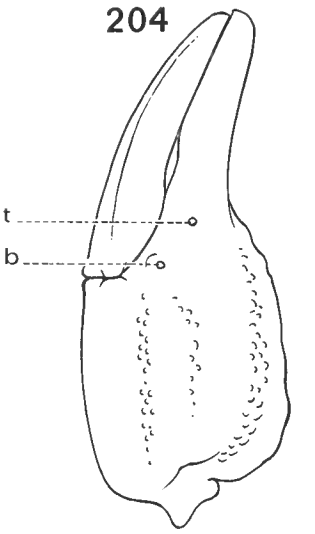
Fig. 209. — Face externe orthobothriotaxique (13 trichobothries) du tibia de *Bothriurus* sp.

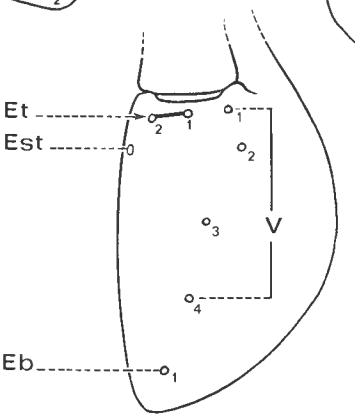
Fig. 210. — Face ventrale orthobothriotaxique (3 trichobothries) du tibia de *Phoniocercus pictus*.

Fig. 211. — Face ventrale néobothriotaxique du tibia de *Vachonia martinezi* ; le diagramme n'a d'autre but que de faciliter le comptage des 35 trichobothries.

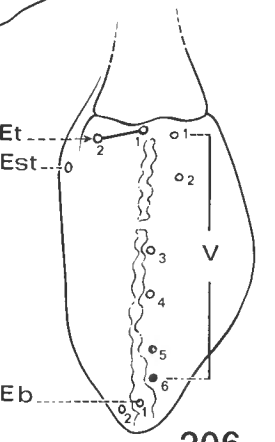




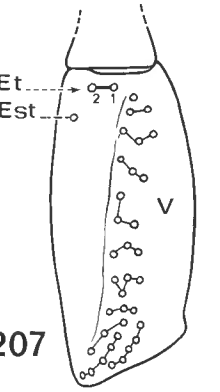




205



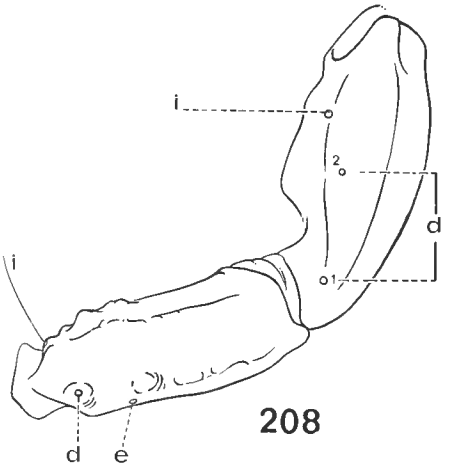
206



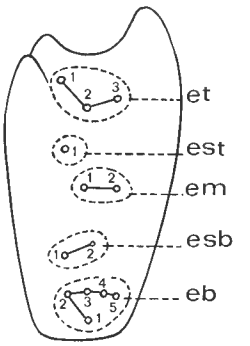
207

TYPE C

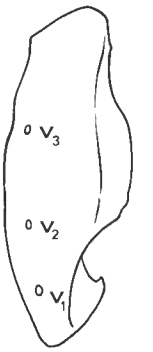
BOTHRIURIDAE



208



209



210

211

(Légendes p. 937.)

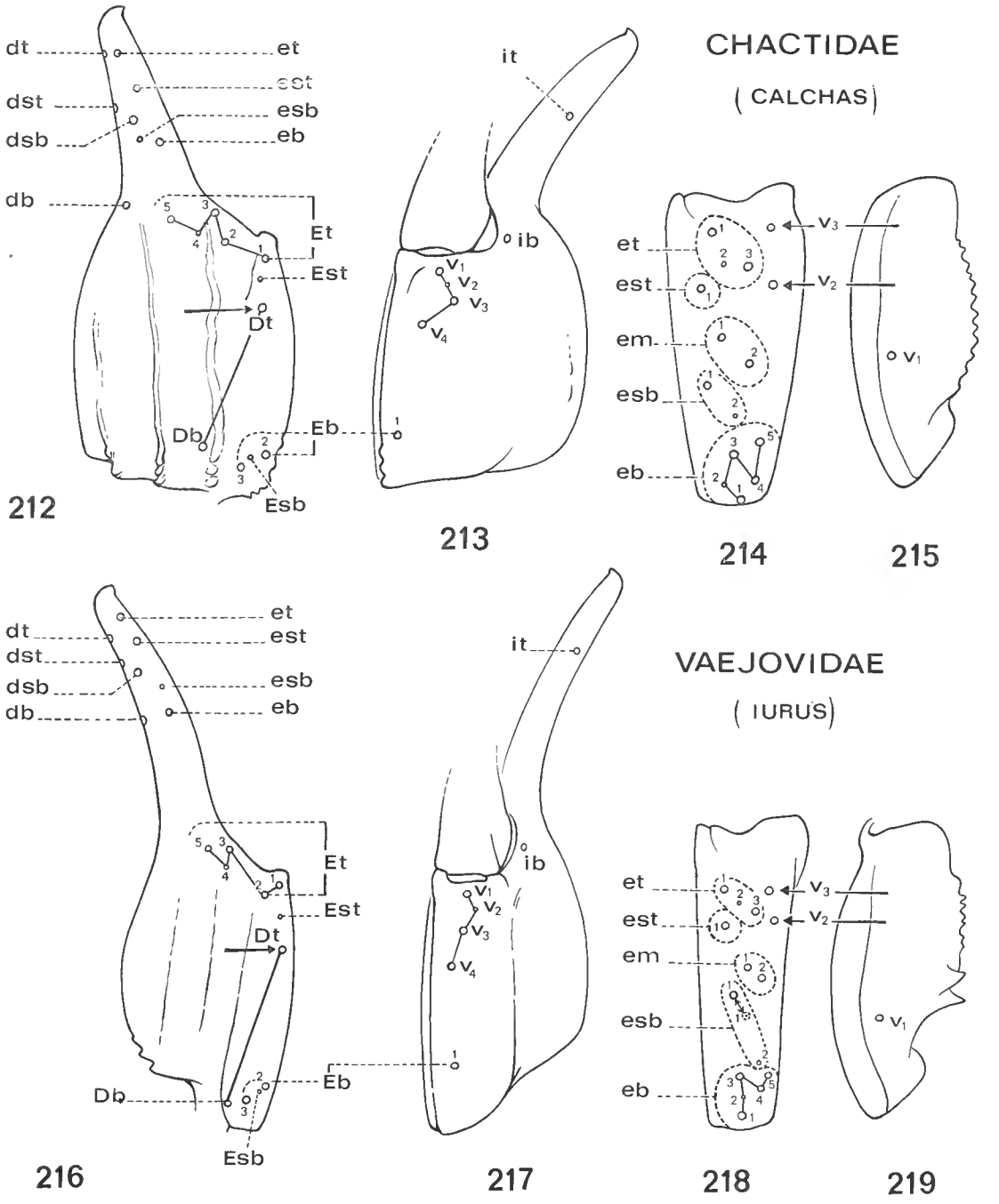


Fig. 212 et 213. — Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) de *Calchas nordmanni*. 212 : Face externe. 213 : Faces ventrale-interne.

Fig. 214 et 215. — Tibia orthobothriotaxique (16 trichobothries) pour l'ensemble des faces externe (214) et ventrale (215).

Fig. 216-219. — Mêmes articles chez *Iurus dufoureius*. Remarquer chez ces 2 espèces le diagramme Et_5 à Et_1 ; le déplacement de *Dt* (212 et 215) ; l'éloignement de *it* par rapport à *ib* (213 et 217), ce qui est exceptionnel (voir fig. 121, 124 et 127) ; le groupement des 4 ventrales (213 et 217) ; l'émigration de V_3 et de V_2 sur la face externe du tibia (214, 215, 218, 219) ; l'existence de petites trichobothries portant le même sigle : *esb*, sur le doigt, Et_4, *Est*, *Esb*, sur la main (212 et 216), V_2, face ventrale (213 et 217), et_2, esb_2, eb_2, face externe du tibia (214 et 218). La flèche (218) montre le déplacement que peut avoir esb_1 selon les spécimens.

2. Existence de 8 petites trichobothries portant les mêmes sigles ; 5 sur la pince, *esb*, Et_4, *Est*, *Esb*, V_2 (fig. 212, 213, 216 et 217), et 3 sur le tibia, face externe, et_2, esb_2, eb_2 (fig. 214 et 218).

3. Réunion des 4 trichobothries ventrales de la main, V_1, V_2, V_3, V_4 (fig. 213 et 217), dans la moitié distale de l'article.

4. Émigration sur la face ventrale de la main de la trichobothrie externe, Eb_1 (fig. 213 et 217).

5. Éloignement très important (ce qui est très rare chez les Scorpions) des 2 trichobothries *ib* et *it* du doigt fixe (fig. 213 et 217), alors qu'habituellement elles sont voisines (fig. 162 et 165).

6. Position particulière de la trichobothrie dorsale de la main, *Dt*, située au voisinage de *Est* (fig. 212 et 216).

7. Possession d'une seule trichobothrie V_1 le long de l'articulation du doigt mobile (fig. 213 et 217), alors qu'il y en a toujours 2 (fig. 129) ou 3 (fig. 203) chez les autres Scorpions de type C.

Certes, la répartition des trichobothries externes et dorsales du doigt (*et*, *est*, *esb*, *eb dt*, *dst*, *dsb*, *db*) diffère chez les deux espèces : alors que chez *Calchas* (fig. 212) elles sont étagées le long du doigt, chez *Iurus* (fig. 216) elles sont toutes groupées dans la moitié distale de l'article. D'autres caractères, très importants, séparent cependant *Iurus* de *Calchas* : présence ou absence d'éperons basitarsaux et de touffes de soies, face ventrale des tarses des pattes ambulatoires. La ressemblance presque totale de la trichobothriotaxie de ces deux espèces habitant deux territoires voisins mais séparés (*Calchas*, Caucase ; *Iurus*, Égéide) suscite de nombreuses questions auxquelles nous répondrons ultérieurement.

V. 1. 2. *Lisposoma elegans* (**Scorpionidae**)

Cette espèce vit en Afrique du Sud dans le Kaokoveld ; elle est orthobothriotaxique. 3 trichobothries sont alignées le long de l'articulation du doigt mobile de la pince (fig. 135) : Et_2, Et_1, V_1 ; c'est un caractère constant chez toutes les espèces orthobothriotaxiques de la famille des Bothriuridae (fig. 203, 205, 207). A notre connaissance, *L. elegans* est le seul Scorpionidae à posséder ces 3 trichobothries ainsi disposées ; toutes les autres espèces n'en ont que 2 : Et_1, V_1 (fig. 111, 114, 117, 129).

La face externe du tibia de *L. elegans* (fig. 102) possède non seulement les 13 trichobothries fondamentales, réparties en 5 territoires, mais une 14e qui n'est autre que la trichobothrie V_3 de la face ventrale du tibia qui, alors, n'en possède, ventralement, plus que 2 : V_1, V_2 (fig. 92). Or, l'émigration de V_3 est un caractère très répandu dans la famille des Vaejovidae (fig. 138, 139, 140).

En 1928, R. F. Lawrence, créateur de cette espèce et de ce genre nouveau (*Ann. S. Afr. Mus.*, **25** (2) : 301-302), tout en reconnaissant l'isolement du genre *Lisposoma* parmi les Scorpionidae et la nécessité de l'inclure dans une sous-famille nouvelle, celle des Lisposominae, soulignait les affinités certaines de ce petit Scorpion sud-africain avec les Vaejovidae et les Bothriuridae sud-américains. La trichobothriotaxie confirme donc les vues de R. F. Lawrence.

V. 2. Rôle de la trichobothriotaxie dans la distinction des genres, des sous-genres et des espèces

Les tableaux de détermination que nous fournirons dans nos prochaines notes prouveront la très grande importance des caractères tirés de la trichobothriotaxie. Deux exemples sont donnés, à titre indicatif.

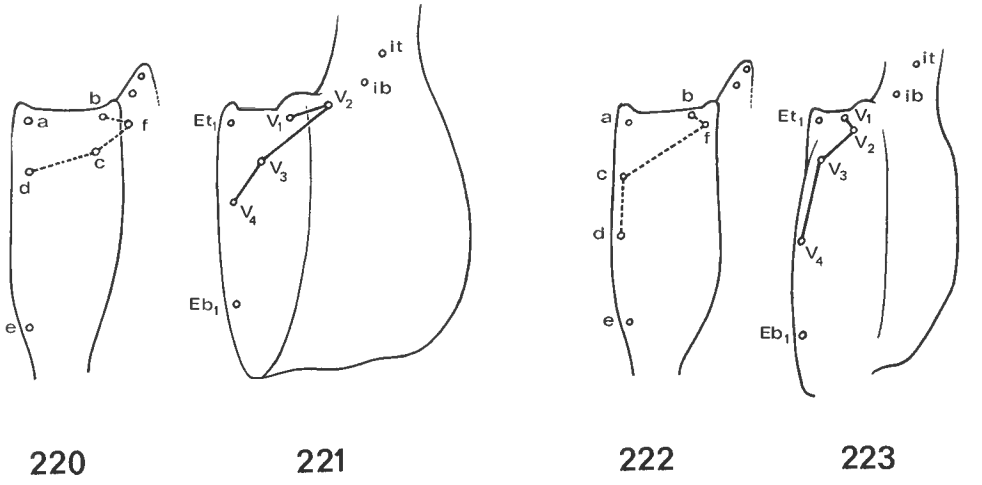


Fig. 220-223. — Croquis montrant que K. Kraepelin [**45**, 1912] envisageait, sans la nommer, l'émigration d'une trichobothrie de la face ventrale de la main chez les Chactidae. 220 (fig. 4, I : 50, de K. Kraepelin) et 221 : chez *Broteochactas*. 222 (fig. 5, V : 51, de K. Kraepelin) et 223 : chez *Teuthraustes*. Les figures 220 et 222 indiquent la nomenclature trichobothriale utilisée par K. Kraepelin, les figures 221 et 223, celle que nous utilisons maintenant (cf. p. 898).

Les genres *Broteas* et *Broteochactas* de la famille des Chactidae (type C) ont des espèces dont les pinces sont orthobothriotaxiques (26 trichobothries). On les distingue par des caractères tirés de la forme des stigmates et des soies ventrales du tarse des pattes ambulatoires. Il suffit de consulter les figures 224 et 225 pour se rendre compte que la trichobothriotaxie fournit d'excellents caractères génériques : position du couple *eb-esb* du doigt, forme du diagramme Et_5-Et_2, position de *Dt*, etc.

Le second exemple appartient au genre *Scorpiops* (Vaejovidae). Les figures 226 et 227 montrent l'intérêt des diagrammes des trichobothries de la face externe du tibia.

V. 3. L'orthobothriotaxie et son utilité en taxonomie

Dans les conclusions du précédent chapitre, nous avons souligné le fait que toutes les familles de Scorpions possèdent au moins un genre orthobothriotaxique et que, *toujours*,

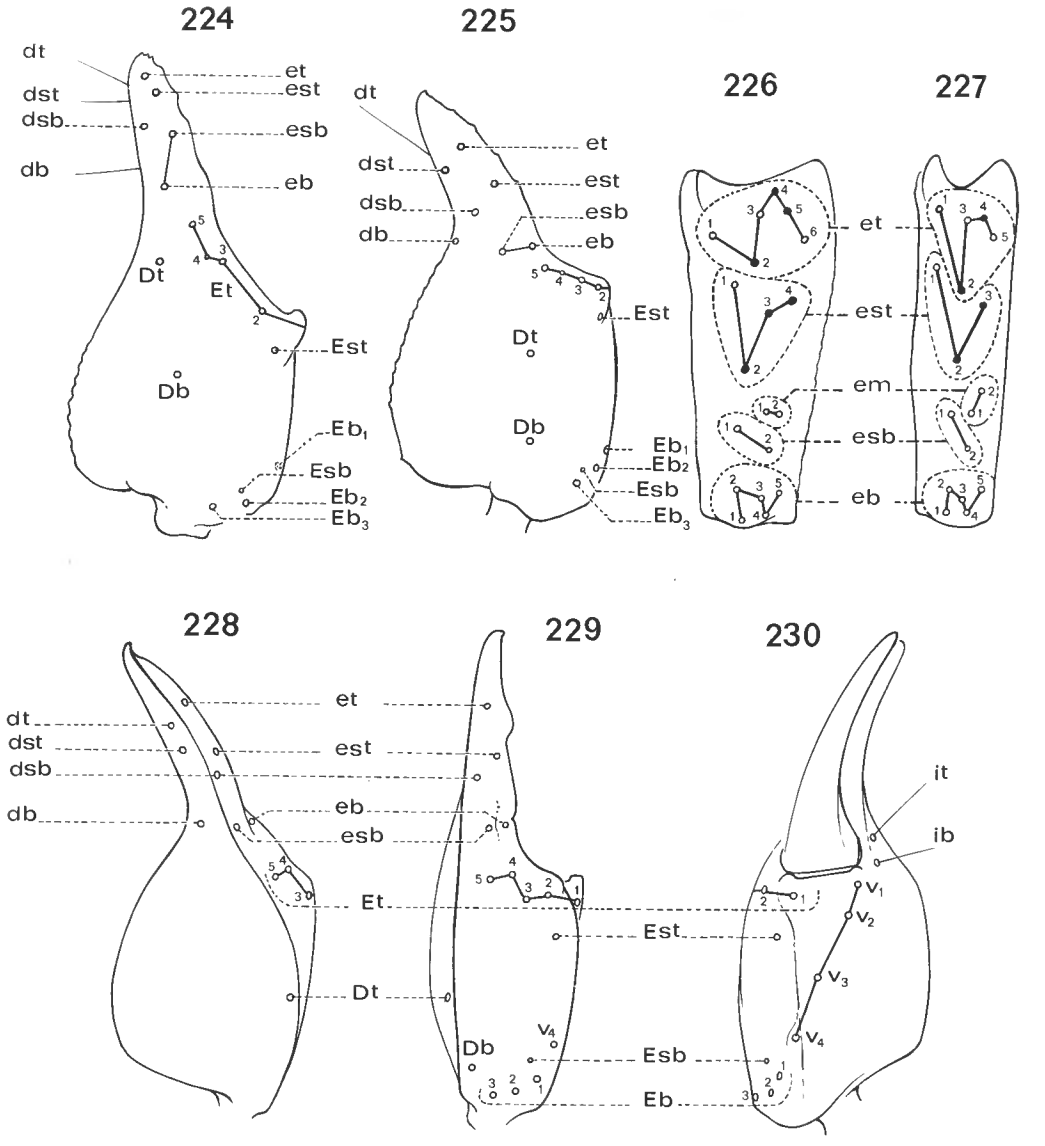


Fig. 224 et 225. — Face externe de la pince, orthobothriotaxique (26 trichobothries), de 2 espèces appartenant à deux genres différents, *Broteochactas delicatus* (225) et *Broteas gervaisi* (224), précisant les caractères distincts tirés de la position des trichobothries ; comparer les diagrammes : *eb-esb*, Et_5 à Et_2 et la position de *Dt*.

Fig. 226 et 227. — Ressemblances et différences de la trichobothriotaxie de la face externe du tibia de 2 espèces néobothriotaxiques appartenant au même genre : *Scorpiops longimanus benghami* (226) et *Scorpiops oligotrichus* (227).

Fig. 228-230. — Pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) d'*Euscorpius germanus* ; remarquer l'émigration de V_4 sur la face externe (229).

dans les genres néobothriotaxiques, un ou deux articles de la patte-mâchoire sont orthobothriotaxiques. C'est en utilisant l'orthobothriotaxie totale ou partielle, c'est-à-dire sa présence dans tel ou tel article, dans telle ou telle série que nous sommes arrivé à classer les espèces et les sous-espèces de genres à systématique actuelle très compliquée.

Le genre *Euscorpius* (Chactidae) a été spécialement étudié en 1917 par A. Birula [**3**], puis par J. Hadzi, en 1930 [1] et L. di Caporiacco [2]. Tous deux utilisent les trichobothries mais ne les nomment pas, ni ne les répartissent en territoires précis. Aussi, la détermination des espèces et des sous-espèces est-elle souvent malaisée car le nombre des trichobothries est élevé et variable, le tibia et la main étant néobothriotaxiques. Actuellement, selon L. di Caporiacco, 8 espèces sont reconnues mais l'une d'entre elles, *E. carpathicus*, possède 22 sous-espèces.

La révision de ce genre fera l'objet d'un travail ultérieur. C'est en utilisant l'orthobothriotaxie ou la néobothriotaxie de la pince que nous établissons les affinités et classons les sous-espèces et les espèces. Aujourd'hui, à titre d'exemple, nous donnons 3 figures (228 à 230) se rapportant à la pince orthobothriotaxique (26 trichobothries) d'*Euscorpius germanus*, identique à celle d'*Euscorpius carpathicus balearicus*.

V. 4. Rôle taxonomique des « petites trichobothries »

Dans le chapitre I (I. 2. 7. 1., p. 879), nous avons signalé l'existence dans de très nombreux genres de trichobothries à cupule réduite et à soie courte, appelées « petites trichobothries ». Ces trichobothries ne se retrouvent pas au hasard ; elles possèdent une place bien définie et portent des sigles identiques chez les différentes espèces. C'est ainsi que chez les Buthidae (type A) *esb*, sur le doigt, est toujours petite (fig. 30, 37, 38, 238, 24) ainsi que *Esb* sur la main.

C'est dans le type C que la découverte des petites trichobothries est très importante. Ces trichobothries-pilotes permettent de localiser le territoire fondamental dont elles font partie : Et_4, *Esb*, sur la main (fig. 67, 70, 73), esb_2, face externe du tibia (fig. 76 à 90, 173 à 183). Même dans les cas de néobothrichie très accentuée, cette petite trichobothrie se retrouve (fig. 108, 109, 142, par exemple). B. Lamoral (*in lit.*) nous en a confirmé la présence chez les espèces de *Protophthalmus* (voir nos figures 9 et 10). Les figures 212 à 219 indiquent la position et la présence de 8 petites trichobothries chez *Calchas* (Chactidae) et *Iurus* (Vaejovidae) : et_2, esb_2, eb_2, au tibia, *esb*, Et_4, *Est*, *Esb*, V_2, à la pince.

V. 5. Orthobothriotaxie, néobothriotaxie et phylogénie

Parmi 97 genres de Scorpions que nous avons examinés, 61 sont totalement orthobothriotaxiques ; chez les 36 autres genres, néobothriotaxiques, au moins un article de la patte-mâchoire est orthobothriotaxique. Nous n'avons jamais trouvé de néobothriotaxie totale, c'est-à-dire de Scorpions ayant les 3 articles de la patte-mâchoire néobothriotaxiques.

1. Hadzi, J., 1930. Die europäichen Skorpione des Polnischen Zoologischen Staatsmuseums in Warszawa. *Annls Mus. zool. pol.*, **9** (4) : 29-38.

2. Caporiacco, L. di, 1950. Le specie e sottospecie del genero *Euscorpius* viventi in Italia ed in alcune zone confinanti. *Atti Accad. naz. Lincei, Memorie*, sér. VIII, **2** (4) : 159-230.

Peut-on affirmer que l'orthobothriotaxie est, phylogénétiquement, la trichobothriotaxie ancestrale et primitive à partir de laquelle se seraient réalisées, par acquisition de trichobothries nouvelles, les néoboth riotaxies ? C'est ce que laisse penser ce dernier terme que nous avons créé.

Il importe donc de souligner que les termes d'orthobothriotaxie et de néobothriotaxie n'ont qu'une valeur didactique et ne sauraient en rien être la preuve que nous admettons l'existence d'une évolution progressive de la trichobothriotaxie chez les Scorpions. Nous n'avons pu étudier les Scorpions fossiles de l'ambre et nous le regrettons.

L'hypothèse d'une évolution trichobothriotaxique régressive ne saurait être rejetée d'emblée [1]. L'existence de petites trichobothries (donc apparemment régressées), leur absence dans la plupart des cas de néobothriotaxie minorante [2] invitent le phylogénéticien à la réflexion. Nous reviendrons ultérieurement sur ce sujet important et passionnant.

1. J. Hadzi a envisagé ces deux sens de l'évolution dans son travail de 1931 : Der Artbildungsprozess in der Gattung *Euscorpius* Thor. *Archo zool. ital.*, **16** : 356-360.

2. E. Maury (*in lit.*) nous a confirmé que la petite trichobothrie esb_2 de la face externe du tibia des Bothriuridae a disparu chez 2 espèces de *Brachistosternus* : *ferrugineus* et *andinus*.

CONCLUSIONS

La trichobothriotaxie associe tous les caractères se rapportant au nombre et à la topographie des trichobothries, soies sensorielles détectrices des vibrations et organes d'orientation. Chez les Scorpions, elle est étudiée en tenant compte des résultats obtenus dans le domaine de la chaetotaxie chez d'autres Arachnides : Acariens, Pseudoscorpions et Araignées.

La connaissance précise de la trichobothriotaxie des formes immatures, stase par stase, est indispensable si l'on veut comprendre comment se réalise le revêtement trichobothrial au cours du développement postembryonnaire.

Chez les Scorpions, les trichobothries, absentes chez les larves, apparaissent toutes ensemble dès le premier stade nymphaire, sauf chez les Buthidae où la protonymphe en possède une de moins. Le nombre et la position des trichobothries de la première nymphe ou de la deuxième nymphe sont identiques à ceux de l'adulte : la trichobothriotaxie est ontogénétiquement invariante.

Chez les Pseudoscorpions, les trichobothries n'apparaissent que chez la première nymphe mais leur nombre augmente à l'occasion des différentes mues ; la trichobothriotaxie n'atteint son état définitif que chez l'adulte : elle est ontogénétiquement variante.

Que la trichobothriotaxie soit variante ou invariante, chaque trichobothrie doit être considérée comme un organe idionymique (possédant son autonomie morphogénétique et évolutive) et comme un organe eustasique (appartenant à la stase où elle est née même si elle se retrouve aux stases ultérieures). Chaque trichobothrie doit être désignée par un sigle invariable, concrétisant ses qualités d'idionymie et d'eustasie. L'ensemble des sigles constitue la nomenclature trichobothriale.

Chez les Scorpions où la trichobothriotaxie est invariante, le même sigle désigne la même trichobothrie à tous les âges de la vie postembryonnaire. Il n'en précise que la position ; la nomenclature est uniquement spatiale (ou topographique). Chez les Pseudoscorpions, où la trichobothriotaxie est variante, la nomenclature actuelle est uniquement spatiale. Une nomenclature spatio-temporelle est proposée, chaque sigle précisant non seulement la position mais aussi la stase de naissance de chaque trichobothrie.

L'orthobothriotaxie caractérise les espèces possédant le même nombre de trichobothries qualifiées de fondamentales.

a. Chez les Pseudoscorpions, les 12 trichobothries fondamentales, uniquement portées par la pince des pattes-mâchoires, n'existent que chez les adultes.

b. Chez les Scorpions, les trois articles de la patte-mâchoire (fémur, tibia et pince) portent des trichobothries.

Trois types d'orthobothriotaxie peuvent être reconnus sans erreur possible :

— le type A : 39 trichobothries fondamentales (11 sur le fémur, 13 sur le tibia et 15 sur la pince), n'existe que dans la famille des Buthidae ;

— le type B : 37 trichobothries fondamentales (9 sur le fémur, 14 sur le tibia et 14 sur la pince), ne se retrouve que dans la famille des Chaerilidae ;

— le type C : 48 trichobothries fondamentales (3 sur le fémur, 19 sur le tibia et 26 sur la pince), appartient aux cinq familles des Diplocentridae, des Scorpionidae, des Vaejovidae, des Chaetidae et des Bothriuridae.

c. Dans certains genres orthobothriotaxiques, bien que le nombre des trichobothries ne change pas, quelques-unes d'entre elles ne se trouvent pas situées dans la série ou sur la face de l'article où, normalement elles « devraient » être. On les retrouve sur une autre face ou dans une autre série. Dans de tels cas, on peut parler d'*émigration* de certaines trichobothries fondamentales.

Nous appelons néobothriotaxie une trichobothriotaxie dont le nombre de trichobothries diffère de celui possédé par le type orthobothriotaxique auquel elle est familialement attachée ; elle est minorante si ce nombre est inférieur, majorante si ce nombre est supérieur.

a. La **néobothriotaxie minorante** est rare chez les Scorpions ; elle correspond à l'absence de certaines trichobothries fondamentales dès le premier stade de la vie nymphaire. Chez les Pseudoscorpions elle est plus répandue ; certaines trichobothries fondamentales n'apparaissent pas au stade où elles devraient naître. La néobothriotaxie qui en résulte n'est donc qu'une trichobothriotaxie nymphaire conservée par l'adulte (néoténie trichobothriale).

b. La **néobothriotaxie majorante** est rare chez les Pseudoscorpions. Chez les Scorpions, inexistante dans le type B, très rare dans le type A, elle est bien répandue dans le type C où plus de la moitié des genres sont néobothriotaxiques. Dans tous les cas, il y a néobothrichie, c'est-à-dire acquisition de trichobothries nouvelles (ou accessoires) dont le nombre peut aller de 1 à plus de 100. Celles-ci sont parfois si nombreuses qu'elles débordent de leur territoire pour venir occuper celui d'une autre série.

c. La néobothrichie n'atteint pas uniformément tous les articles porteurs de trichobothries fondamentales ou toutes les séries d'un même article. L'article le plus souvent néobothriotaxique est le tibia, puis viennent la main, le doigt fixe et très rarement le fémur. Il est courant de trouver dans une même patte-mâchoire, des articles orthobothriotaxiques et des articles néobothriotaxiques. C'est ce que nous appelons une orthobothriotaxie partielle. Cette possibilité, pour un article ou pour une série de trichobothries, d'avoir une évolution trichobothriotaxique personnelle, indépendante, prouve qu'ils sont idionymiques.

La valeur taxonomique et phylogénétique de la trichobothriotaxie — surtout celle de l'orthobothriotaxie — sera démontrée dans nos prochains travaux relatifs à la distinction des familles et des genres de Scorpions. Néanmoins, quelques exemples sont exposés et commentés.

a. Ressemblance presque totale de l'orthobothriotaxie d'espèces appartenant à des familles différentes : *Iurus dufoureius* (Vaejovidae) et *Calchas nordmanni* (Chaetidae) ;

Lisposoma elegans (Scorpionnidae) et diverses espèces de Vaejovidae et de Bothriuridae.

b. Existence d'au moins un genre orthobothriotaxique dans toutes les familles de Scorpions.

c. Orthobothriotaxie chez les espèces appartenant à des sous-familles, monogénériques, reconnues par d'autres caractères que ceux tirés de la trichobothriotaxie : Superstitioninae, Typhlochactinae, Calchinae (famille des Chactidae) ; Syntropinae, Iurinae (famille des Vaejovidae), Lisposominae (Scorpioninae).

L'existence d'une orthobothriotaxie totale ou partielle chez toutes les espèces de Scorpions est la raison qui nous incite à la considérer comme un critère important dans la distinction des genres et des sous-genres.

L'étude comparée des espèces néobothriotaxiques chez lesquelles il est souvent possible de distinguer trichobothries fondamentales et trichobothries accessoires donne à la trichobothriotaxie un rôle certain dans la distinction des espèces à condition d'étudier statistiquement les limites des variations numériques et topographiques de leurs trichobothries. La réalisation de diagrammes, si conventionnels soient-ils (spécialement en ce qui concerne la face externe du tibia), est d'un grand secours dans l'exposé des caractères spécifiques ou sous-spécifiques. Les diagrammes sont à la trichobothriotaxie ce que sont les constellations dans l'étude de la répartition des étoiles.

Les diagrammes figurés dans les planches sont remarquablement stables s'ils appartiennent aux formes orthobothriotaxiques. Par contre, dans les cas de néobothriotaxie, ils peuvent parfois montrer des variations dans le nombre et la position des trichobothries aux divers niveaux taxonomiques.

La présence de plusieurs trichobothries fondamentales qualifiées de « trichobothries-pilotes », à position et à caractères bien définis, et dont certaines sont de « petites trichobothries », permet de retrouver, chez les espèces néobothriotaxiques, les séries ou les territoires fondamentaux admis chez les formes orthobothriotaxiques.

Actuellement, aucune preuve paléontologique ne peut être apportée pour admettre que l'orthobothriotaxie est primitive, c'est-à-dire est celle que possédaient les ancêtres de nos Scorpions actuels, et que l'évolution dans ce domaine a été progressive. L'existence de petites trichobothries (apparemment en régression), la disparition de certaines d'entre elles, autorisent à penser que l'évolution de la trichobothriotaxie, chez les Scorpions, a pu être régressive.

Pour la première fois, les trichobothries de Scorpions ont pu être examinées au microscope à balayage.

Remerciements

Ma gratitude va à tous ceux qui m'ont aidé dans la réalisation de ce long travail dont la première note paraît aujourd'hui. Cela m'est un agréable devoir de les citer.

MM. les Professeurs : F. Grandjean (Genève), R. Husson (Dijon), A. Badonnel (Paris), Mme C. Athias-Henriot (Dijon), J. Forest (Paris), MM. J. Travé (Banyuls), M. Emerit (Montpellier), E. Maury (Buenos-Aires, Argentine), F. Matthiesen (Rio Claro, Brésil), B. Lamoral (Pietermaritzburg, Natal), R. Stockmann (Paris), M. Goyffon (Paris), G. Le Pape (Tours), J. Garzoni (Lausanne, Suisse).

Je n'oublie pas les techniciens sans l'aide desquels je n'aurais pu parfaire ce fastidieux travail et dont la collaboration m'a été précieuse, les 210 chercheurs et spécialistes qui m'ont confié pour étude leurs collections personnelles de Scorpions et les différents responsables des Musées, Établissements et Universités dont j'ai pu consulter les spécimens qu'ils conservent : Alger (Algérie) ; Amsterdam (Pays-Bas) ; Bâle (Suisse) ; Barcelone (Espagne) ; Belinga (Gabon) ; Bruxelles (Belgique) ; Bucarest (Roumanie) ; Cambridge (USA) ; Caracas (Vénézuéla) ; Concepcion (Chili) ; Copenhague (Danemark) ; Dakar (Sénégal) ; Faculté de Médecine (Paris) ; Florence (Italie) ; Francfort (Allemagne) ; Gênes (Italie) ; Genève (Suisse) ; Grahamstown (Afrique du Sud) ; Hamburg (Allemagne) ; Jérusalem (Israël) ; Khartoum (Soudan) ; La Chaux-de-Fonds (Suisse) ; La Lunda (Angola) ; Léningrad (URSS) ; Lamto (Côte-d'Ivoire) ; Liège (Belgique) ; Londres (Grande-Bretagne) ; Lund (Suède) ; Mexico (Mexique) ; Munich (Allemagne) ; Nairobi (Kenya) ; New-York (USA) ; Oslo (Norvège) ; Oxford (Grande-Bretagne) ; Panama (Panama) ; Pietermaritzburg (Afrique du Sud) ; Porto (Espagne) ; Pretoria (Afrique du Sud) ; Rabat (Maroc) ; San Francisco (USA) ; Stockholm (Suède) ; Strasbourg (France) ; Stuttgart (Allemagne) ; Sydney (Australie) ; Téhéran (Iran) ; Tervuren (Belgique) ; Tucuman (Brésil) ; Turin (Italie) ; Varsovie (Pologne) ; Wiesbaden (Allemagne).

*

Note se rapportant à la trichobothriotaxie des genres *Buthacus* et *Vachoniolus*

L'espèce *Buthacus minipectinibus* créée par Levy, Amitai, Shulov en 1973 (voir référence page 906) possède 8 trichobothries sur la face externe du tibia des pattes-mâchoires, alors que tous les autres *Buthacus* n'en ont que 7 (nombre fondamental). Cette espèce est donc, dans le genre *Buthacus* orthobothriotaxique, la seule espèce néobothriotaxique identique à ce point de vue à l'espèce *Vachoniolus globimanus*. L'étude du type de *Buthacus minipectinibus* et celle de spécimens provenant d'Arabie, effectuées au cours de l'impression de ce travail, laissent prévoir que l'espèce *minipectinibus* devrait être placée dans le genre *Vachoniolus*. Nous reviendrons ultérieurement sur cette décision.

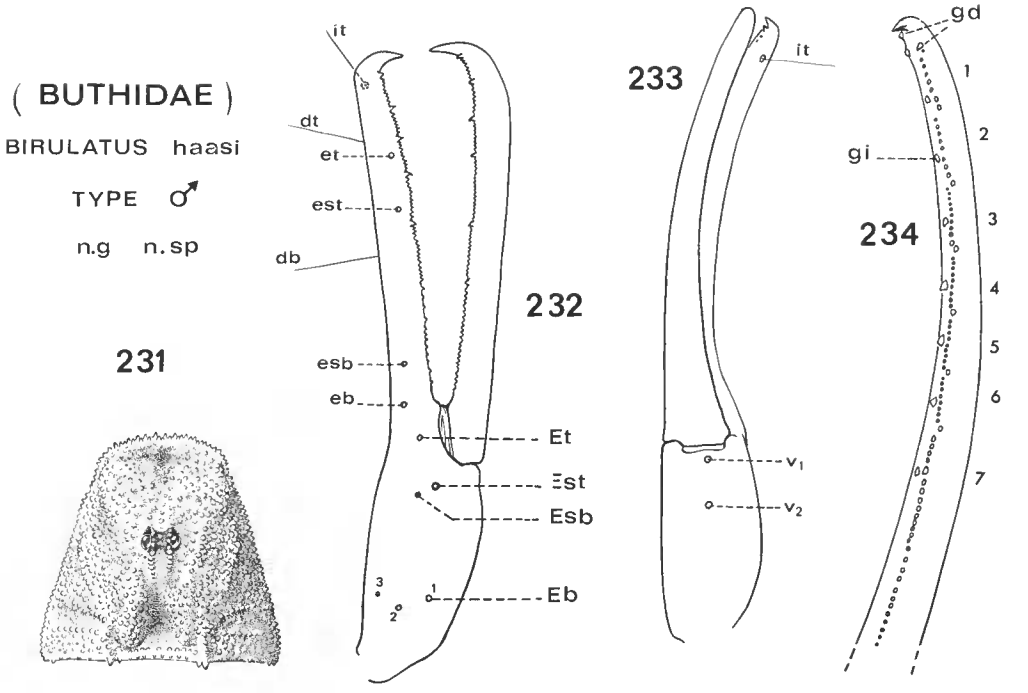
ANNEXE

Description d'espèces, de sous-genres et de genres nouveaux cités dans ce travail

Birulatus n. g. (Buthidae)

Céphalothorax, tergites, sternites et queue recouverts de granulations serrées en forme de perles (fig. 231) ; front relevé, orné de denticules ; deux dépressions (fig. 231) l'une en avant des yeux médians et l'autre, très accusée, en arrière ; tergites 1 à 6 avec 3 carènes se prolongeant en pointe vers l'arrière ; queue mince, plus courte que le corps ; anneaux 1 à 4 sans carènes. Vésicule mince, sans dent à la base de l'aiguillon ; doigt fixe de la chélicère avec une seule dent ventrale ; sternum petit, triangulaire, avec une profonde dépression centrale ; fémur, tibia de la patte-mâchoire, granulés. Genre orthobothriotaxique : 11 trichobothries au fémur, 13 au tibia, 7 au doigt et 8 à la main (fig. 232 et 233) : *dt* distale de *et*, *db* basale de *est*. Dents du doigt mobile de la pince, disposées en séries, non munies d'un granule accessoire externe (fig. 234). Éperon tibial bien développé aux pattes 4, un peu plus court aux pattes 3 ; pas de peigne de soies dorsales aux pattes 1, 2 et 3. Génotype : *Birulatus haasi*.

Birulatus haasi n. sp. — Holotype ♀, adulte provenant de Jordanie, au sud de Tafila près de Schauback, découvert par le Pr G. Haas, 6-IV-1940. L'espèce est dédiée à son inventeur et le



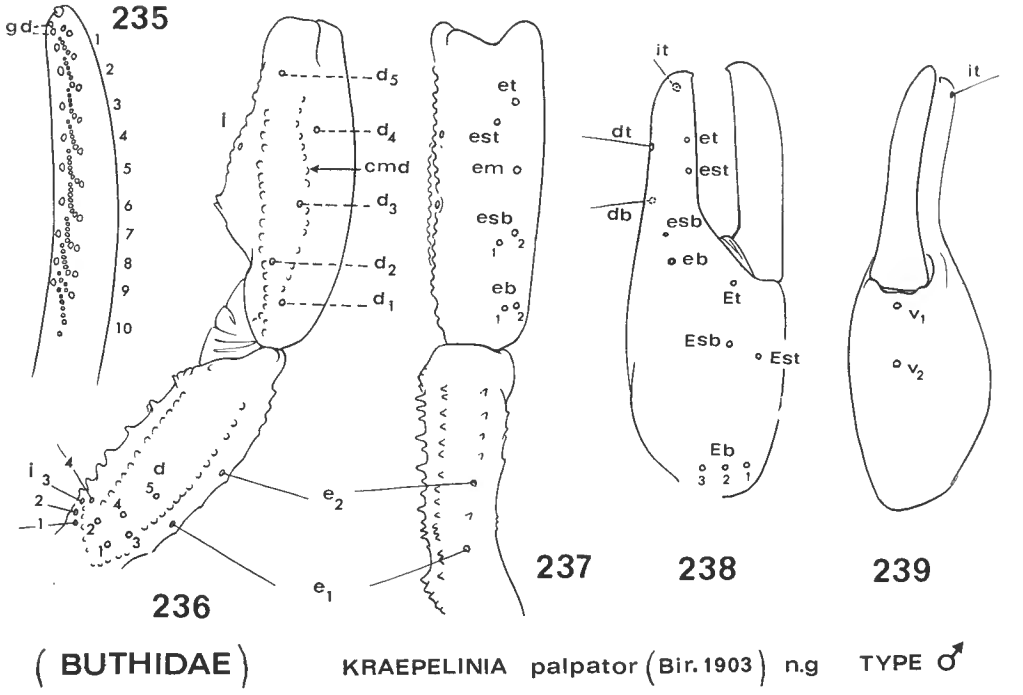
genre au grand Scorpiologue russe, A. Birula. Dimensions en mm : c.t., 3,8 ; abd., 6,2 ; queue, 9 ; 5e an., 2,2 ; vés. + aig., 2 ; pince, 4 ; peigne, 1,5.

En plus des caractères génériques, il faut noter : yeux latéraux difficiles à voir, 2 à droite, 1 à gauche ; e_1 au fémur, située entre d_3 et d_4 ; 7 séries de dents au doigt mobile de la pince ; 3 granules distaux (fig. 234) difficiles à voir ; pince allongée ; doigt 2 fois la longueur de la main ; 10 lames aux peignes ; fulcres externes porteurs d'une seule soie ; éperon basitarsal externe des pattes 3 et 4 muni d'une seule soie.

La position systématique de ce genre, très reconnaissable par l'intense granulation du corps, sera ultérieurement précisée.

Kraepelinia n. g. (Buthidae)

Le génotype, *Kraepelinia palpator*, a été fort bien décrit par A. Birula, en 1903, sous le nom de *Buthus palpator*, après étude d'un seul exemplaire ♂ (dont il manque les anneaux 4 et 5 de la queue ainsi que la vésicule) provenant du Kirman oriental, province de Ssarghad [1].



Carènes céphalothoraciques distinctes mais peu accusées ; yeux médians très gros, séparés entre eux d'une distance inférieure au diamètre d'un seul œil ; les 3 premiers anneaux de la queue aussi larges que longs ; 2 dents ventrales aux doigts des chélicères ; éperon basitarsal présent aux pattes 3 et 4 ; éperon basitarsal externe, à toutes les pattes, simple et ne portant au maximum qu'une soie ; face ventrale des tarses des pattes ambulatoires munie d'une série axiale de 5-6 soies. Genre orthobothriotaxique, 11 trichobothries au fémur (fig. 236) : 4 internes, 5 dorsales et 2 externes (e_2 nettement distale de d_5) ; 13 trichobothries au tibia (fig. 236 et 237) dont 7 face externe (fig. 237)

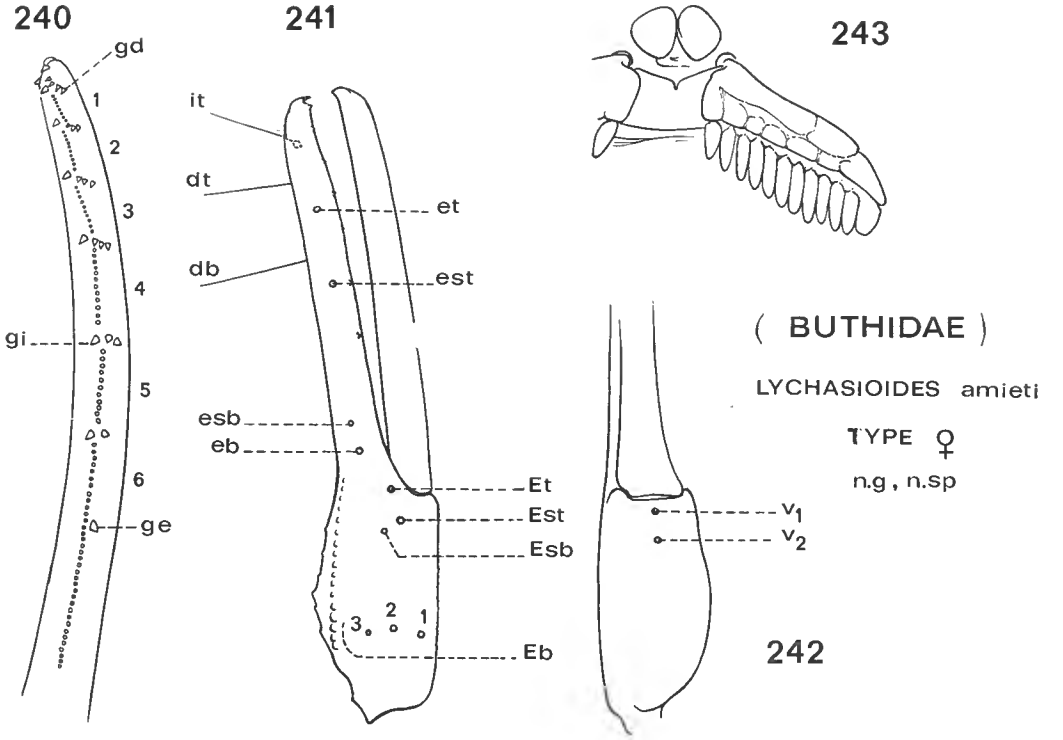
1. Beiträge zur Kenntniss der Scorpionenfauna Ost-Persiens. *Izv. imp. Akad. Nauk*, **19** (2) : 72-74, 1903.

et 5 dorsales, d_3 et d_4 (fig. 236) étant de part et d'autre de la carène médiane dorsale *cmd* ; pince trapue, doigts de même longueur que la main ; pince à 15 trichobothries (fig. 238 et 239) ; position très basale de *eb* (fig. 238) située au niveau de l'articulation du doigt mobile. Séries de dents très distinctes au doigt mobile (fig. 235) ; 4 granules distaux *gd*.

Ce genre, dédié à la mémoire du grand Scorpiologue allemand K. Kraepelin, se distingue facilement des autres genres connus par la forme trapue des pinces, la grosseur des yeux médians, la position basale de la trichobothrie *eb* de la pince et la présence d'une série axiale de soies, face ventrale des tarses des pattes ambulatoires ; la seule espèce connue est de très petite taille : céphalothorax + abdomen, 20 mm ; tibia, 3,5 mm ; pince, 5 mm.

Lychasioides n. g. (Buthidae)

Céphalothorax, tergites, anneaux de la queue parsemés de petites granulations isolées ; céphalothorax, avec trois gros yeux latéraux, sans carènes distinctes ; tergites 2 à 6, n'ayant qu'une seule carène axiale ; carènes bien formées dans tous les anneaux de la queue ; sternites lisses ; stigmates ovales ; vésicule longue, munie d'une dent triangulaire à la base de l'aiguillon ; doigt fixe de la chélicère avec 2 dents ventrales ; sternum triangulaire nettement plus haut que large ; patte-mâchoire : fémur, tibia, main distinctement carénés ; genre orthobothriotaxique : 11 trichobothries au fémur dont 4 internes ; 13 au tibia et 15 à la pince : *dt* distale de *et*, *db* distale de *est* (fig. 241), d_3 et d_4, au tibia, situées d'un même côté de la carène médiane dorsale ; six séries de dents au doigt mobile (fig. 240), munies à leur base d'un ou de plusieurs granules accessoires ; sous la dent terminant ce doigt une petite série de granules distaux externes, *gd*, un granule interne *gi* à chaque série et un ou plusieurs granules externes *ge* ; éperon tibial présent seulement aux pattes 4 ; pas de peigne de soies dorsales au tarse des pattes 1, 2 et 3 ; peigne court non muni de fulcres (fig. 243). Génotype : *L. amieti* n. sp.



Lychasioides amieti n. sp. — Holotype ♀ (Muséum Paris, RS 4647) découvert dans un talus de la forêt d'Otomoto, 10-VII-1968, Cameroun, par le Pr J. L. Amiet à qui cette espèce est dédiée. Aux caractères génériques, il convient d'ajouter : Dimensions en mm : long. corps, 22 ; c.t., 3 ; abd., 7 ; queue, 12 ; vés. + aig., 3,5 ; pince, 5 ; peigne, 1,8. Corps et pattes tachetés ; fémur et tibia des pattes-mâchoires sombres ; main claire ; tarse des pattes ambulatoires muni ventralement d'une série axiale de denticules bordée de 2 séries de soies ; peigne avec 12 lames.

L'absence de fulcres aux peignes situe ce genre près d'*Ananteroides* ; il se distingue nettement par la trichobothriotaxie (comparer fig. 241 et 39) ; par la possession d'une dent sous l'aiguillon, il se rapproche des *Lychas* (qui eux possèdent un éperon tibial aux pattes 3) et des *Babycurus* (ceux-ci sont de grande taille, ont des fulcres aux peignes, un nombre de dents supérieur à 16 et toujours 5 trichobothries internes au fémur, par suite de l'émigration de la trichobothrie d_2 de la face dorsale) (voir fig. 45).

Habibiella n. g. (Scorpionidae, Hemiscorpioninae)

Céphalothorax finement granulé sans carènes ; yeux médians éloignés l'un de l'autre d'environ leur diamètre ; 3 yeux latéraux. Tergites lisses, carène axiale peu accusée et lisse ; 3 carènes au tergite 7. Sternites lisses ; 2 carènes au sternite 7. Stigmates en fente allongée. Sternum pentagonal plus haut que large. Anneaux de la queue avec une seule carène ventrale axiale, toutes les autres carènes bien distinctes à tous les anneaux. Fémur de la patte-mâchoire orthobothriotaxique : 3 trichobothries (fig. 97) ; tibia néobothriotaxique (plus de 19 trichobothries) ; pince orthobothriotaxique, 26 trichobothries (fig. 110 à 112), *it*, *ib* voisines du milieu du doigt fixe ; doigt mobile avec 2 séries parallèles de dents ; main à carènes bien accusées se prolongeant jusque sur le doigt fixe. Peigne court. Tarse des pattes ambulatoires non terminé par un lobe. Génotype : *H. gaillardi* n. sp.

Ce genre, dédié à notre collègue Mme Talate Habibi, de l'Université de Téhéran, est le second de la sous-famille des Hemiscorpioninae ; il s'en distingue par la possession d'un tibia néobothriotaxique, alors que cet article chez *Hemiscorpion* est orthobothriotaxique, c'est-à-dire possesseur de 19 trichobothries.

Habibiella gaillardi n. sp. — Dédiée à notre collaborateur Maurice Gaillard, illustrateur de notre travail. L'holotype ♀, collection du Muséum, RS 4328, provient de l'est de l'Iran. Aux caractères indiqués dans la diagnose générique, il faut ajouter : Dimensions en mm : long. corps, 51 ; c.t., 6 ; abd., 18 ; queue, 27 ; vés. + aig., 6 ; 5e an., 6-1,5 ; pince, 14 ; main, 6-4 ; doigts, 8 ; peigne, 4. Corps brun clair ainsi que les anneaux de la queue et la vésicule ; aiguillon noir ; pattes ambulatoires et pattes-mâchoires jaunes mais avec les doigts assombris, presque noirs ; carènes sourcilières fusionnées entre les 2 yeux médians ; carènes latérales ventrales du 5e anneau de la queue faites de dents régulières et petites ; vésicule renflée 3 fois plus longue que l'aiguillon ; peigne à 9 dents ; fulcres internes et externes porteurs d'une seule soie ; face externe du tibia, néobothriotaxique : 15 trichobothries (fig. 105) au lieu de 13 comme chez *Hemiscorpion* (fig. 101) ; face ventrale de ce même article, néobothriotaxique : 10-12 trichobothries alignées, au lieu de 3 comme chez *Hemiscorpion*.

Dasyscorpiops n. g. (Vaejovidae)

Doigt mobile des chélicères avec 2 dents subdistales externes, 5-6 internes, et terminé par une fourche formée des 2 dents distales, externe et interne de même longueur ; une double rangée de dents en forme de granules au doigt mobile de la pince avec des granules accessoires externes et internes permettant de sérier les dents ; tarses des pattes ambulatoires non terminés par un lobe et munis, face ventrale, d'une série axiale de denticules ; griffes courtes et bien courbées avec un talon (post-tarse ou apotèle) pointu ; deux éperons basitarsaux simples à chaque patte ambulatoire ; peigne court, sans fulcres mais à pièces médianes et dorsales distinctes ; sternum pentagonal nettement plus haut que large avec, à sa base, une dépression profonde (recouverte d'une lame transparente) se prolongeant distalement par une gouttière axiale peu accusée ; front du céphalothorax avec une profonde échancrure demi-circulaire ; 3 yeux latéraux dont 2 plus gros de même

diamètre que les yeux médians ; fémur et pince orthobothriotaxiques (3 et 26 trichobothries) ; tibia néobothriotaxique (plus de 80 trichobothries, 19 dans les genres orthobothriotaxiques).

Ce nouveau genre dont le nom signifie qu'il est possesseur de nombreuses trichobothries (*dasus* : velu) est proche du genre *Scorpiops*. Il s'en distingue facilement par le nombre élevé de trichobothries tibiales (moins de 44 chez les *Scorpiops* à tibia néobothriotaxique), et l'existence de pièces médianes distinctes aux peignes. Génotype : *Dasyscorpiops grandjeani*.

Dasyscorpiops grandjeani n. sp. — Holotype ♀ (seul spécimen connu) provenant de Malacca, Muséum Paris, RS 0731. Aux caractères génériques, il convient d'ajouter : Dimensions en mm : long. corps, 38 ; c.t., 7 ; abd., 16 ; queue, 15 ; 5e an., 5-1,5 ; patte-mâchoire, fémur, 7-2 ; tibia, 6-2,2; main, 8-3 ; doigt mobile, 6,2 ; peigne, 2. Carènes sourcilières lisses ; peigne : 8-9 dents. Trichobothriotaxie : fémur : les 3 trichobothries *i*, *d*, *e* situées presque au même niveau ; tibia avec 2 tubercules pointus, face interne ; 59-60 trichobothries face externe (fig. 142) où l'on retrouve malgré cela la petite trichobothrie esb_2 ; 23 trichobothries disposées en une seule ligne face ventrale (fig. 147) ; doigt fixe (fig. 160) : 7 trichobothries (*et*, *est*, *esb*, *dt*, *dst*, *dsb*, *db*) groupées dans la moitié distale (ce qui n'est pas le cas chez les *Scorpiops* où elles s'échelonnent le long du doigt) ; les 2 trichobothries internes *it*, *ib* situées à la base du doigt (fig. 162) ; face ventrale de la main à 4 trichobothries ventrales (fig. 161) ; Et_4 (fig. 160) aussi grosse que Et_5, Et_3, Et_2 ; *Esb* petite ; position de Eb_3 distale par rapport à *Dt*.

Cette espèce est dédiée à notre Maître, le Pr François Grandjean, dont les travaux en Acarologie nous ont permis de comprendre et d'interpréter la trichobothriotaxie des Scorpions et des Pseudoscorpions.

Genre **Pandinus** Thorell, 1877, emend. Kraepelin, 1899 (Scorpionidae)

L'examen de milliers de *Pandinus* et de la plupart des types spécifiques nous a conduit à admettre l'existence de cinq sous-genres dont la diagnose complète sera ultérieurement fournie. La clé suivante donne les caractères essentiels permettant de les distinguer les uns des autres.

1 — Espèces à *pince orthobothriotaxique*, c'est-à-dire ayant 26 trichobothries ; doigt : 10 trichobothries dont 2 internes (fig. 115) ; main : 16 trichobothries dont 4 ventrales (fig. 114).

Pandinopsis n. sg. avec une seule espèce : *P.* (*Pandinopsis*) *dictator* (Pocock, 1888).

— espèces à *pince néobothriotaxique*, c'est-à-dire possédant plus de 26 trichobothries.... 2

2 — Espèces à *doigt fixe orthobothriotaxique*, c'est-à-dire ne possédant que 10 trichobothries dont 2 internes.

Pandinurus n. sg. avec 10 espèces : *arabicus* Kraepelin, 1894 ; *citernii* Borelli, 1919 ; *bellicosus* L. Koch, 1875 ; *exitialis* Pocock, 1888 ; *gregoryi* Pocock, 1896 ; *magrettii* Borelli, 1901 ; *meidensis* Karsch, 1879 ; *pallidus* Kraepelin, 1894 ; *percivali* Pocock, 1902 ; *viatoris* Pocock, 1890.

— espèces à *doigt fixe néobothriotaxique*, c'est-à-dire possédant plus de 2 trichobothries internes..... 3

3 — Espèces ayant 3 trichobothries internes au doigt fixe.

sg. **Pandinus** Thorell, 1877, avec 5 espèces : *gambiensis* Pocock, 1899 ; *imperator* C. L. Koch, 1842 ; *intermedius* Borelli, 1919 ; *phillipsi* Pocock, 1896 ; *smithi* Pocock, 1897.

— espèces ayant plus de 3 trichobothries internes au doigt fixe..... 4

4 — Espèces ayant 4 ou 5 trichobothries internes au doigt fixe ; sternum aussi large que haut ; griffes des pattes ambulatoires de même longueur.

Pandinoides n. sg. avec 3 espèces : *cavimanus* Pocock, 1888 ; *militaris* Pocock, 1900 ; *platycheles* Werner, 1916.

— espèces ayant 6, 7 ou 8 trichobothries internes au doigt fixe (fig. 115) ; sternum nettement plus haut que large ; griffes des pattes ambulatoires asymétriques.

sg. **Pandinops** Birula, 1927, avec 4 espèces : *colei* Pocock, 1896 ; *hawkeri* Pocock, 1900 ; *peeli* Pocock, 1900 ; *pugilator* Pocock, 1900.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. André, M., 1949. — Ordre des Acariens. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 794-892.
2. Birula, A., 1917. — Arthrogastric Arachnids of Caucasia. Part 1. Scorpions. *Rus. Zap. Kavk. Mus.*, sér. A, **5** : 1-170 (traduit en langue anglaise par Israel Program for scientific Translations, 1964, avec le nom d'auteur : A. A. Byalynitskii-Birulya).
3. — 1917. — Fauna of Russia and adjacent countries. Arachnoidea. 1. Scorpions. *Fauna Rossii, St. Petersburg Acad. Sci. Mus. Zool.* : 1-154 (traduit en langue anglaise par Israel Program for scientific Translation 1965, avec le nom d'auteur : A. A. Byalynitskii-Birulya).
4. Chamberlin, J. C., 1924. — The Cheiridiinae of North America (Arachnida-Pseudoscorpionida). *Pan-Pacif. Ent.*, **1** (1) : 32-40, 29 fig.
5. — 1931. — The Arachnid Order Chelonethida. *Stanford Univ. Publs*, **7** (1) : 1-284.
6. Dahl, F., 1883. — Über die Hörhaare bei den Arachnoiden. *Zool. Anz.*, 129-156 : 267-270.
7. — 1904. — Über das System der Spinnen (Araneae). *Sitz. Ber. Not. Ges. Fr. Berlin* : 93-120.
8. — 1906. — Die gestreckte Körperform bei Spinnen und das System der Araneen. *Zool. Anz.*, **31** (2-3) : 60-64.
9. — 1911. — Die Hörhaare (Trichobothrien) und das System der Spinnentiere. *Zool. Anz.*, **37** (25) : 522-532.
10. Emerit, M., 1964. — La trichobothriotaxie et ses variations au cours du développement postembryonnaire chez l'Araignée *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **258** : 4843-4845.
11. — 1969. — Nouveaux apports à la théorie de l'arthrogenèse de l'appendice arachnidien. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (6) : 1398-1402.
12. — 1969. — Contribution à l'étude des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. Thèse Fac. Sci. Montpellier, nº AO-2888 : 1-434.
13. — 1972. — Le développement des Gastéracanthes (Araneida, Argiopidae). Une contribution à l'étude de la morphologie de l'appendice aranéidien. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Sér. 8vo, Tervuren, **195** : 1-103.
14. Gabbutt, P. D., 1969. — Pseudoscorpions : Growth and Trichobothria. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (suppl. 1) : 134-140.
15. — 1969. — Chelal growth in Pseudoscorpions. *J. Zool. Lond.* **157** : 413-427.
16. — 1969. — A key to all stage of the British species of the family Neobisiidae (Pseudoscorpiones : Diplosphyronida). *Jnl nat. Hist.*, London, **3** : 183-195.
17. Gertsch, W. J., et M. Soleglad, 1972. — Studies of north American Scorpions of the genera *Uroctonus* and *Vejovis* (Scorpionida, Vejovidae). *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New-York, **148** (4) : 551-608.
18. Gonzales Sponga, A. 1972. — *Tityus lancinii* (Scorpionida : Buthidae), nueva especie del Sistema montañoso de la Costa en Venezuela. *Monog. sci. Augusto pi Suñer*, Caracas, **4** : 1-15.
19. — 1972. — *Chactas rogelioi* (Scorpionida : Chactidae), nueva especie del Sistema montañoso de la Costa en Venezuela. *Ibid.*, **5** : 1-19.

20. Grandjean, F., 1938. — Sur l'ontogénie des Acariens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **206** : 146-149.

21. — 1938. — Observations sur les Acariens (4e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **10** (1) : 64-71.

22. — 1939. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata. *Annls Sci. nat.*, Zool., 11e sér., **2** : 1-122.

23. — 1939. — Observations sur les Oribates (12e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **11** (3) : 300-307.

24. — 1941. — La chaetotaxie comparée des pattes chez les Oribates (1re série). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **66** (1) : 33-50.

25. — 1942. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata (2e série). *Annls Sci. nat.*, Bot. Zool., 11e sér., **4** : 85-135.

26. — 1942. — Les méthodes pour établir les listes de priorité et la correspondance de leurs résultats. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **214** : 729-733.

27. — 1943. — L'orthotaxie, la pléthotaxie et les écarts en biologie. *C. r. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **60** (2) : 118-139.

28. — 1943. — Les trichobothries pédieuses des Acariens et leur priorité chez les Bdelles. *Ibid.*, **60** (3) : 241-246.

29. — 1947. — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse particulière à chaque état statique de l'ontogenèse. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **225** : 612-615.

30. — 1949. — Au sujet des variations individuelles et des polygones de fréquence. *Ibid.*, **229** : 801-804.

31. — 1952. — Le problème d'homologie ontogénétique dans un groupe d'organes, chez des animaux à stases, et sa solution par la recherche d'anomalies. *Ibid.*, **234** : 774-777.

32. — 1952. — Sur les variations individuelles. Vertitions (écarts) et anomalies. *Ibid.*, **235** : 640-643.

33. — 1954. — Les deux sortes de temps et l'évolution. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **88** (4) : 413-434.

34. — 1954. — Sur le nombre d'articles aux appendices des Acariens actinochitineux. *Archs Sci., Genève*, **7** (5) : 335-362.

35. — 1957 — L'évolution selon l'âge. *Ibid.*, **10** (4) : 477-526.

36. — 1958. — Sur le comportement et la notation des poils accessoires postérieurs aux tarses des Nothroïdes et d'autres Acariens. *Archs Zool. exp. gén.*, **96** (4) : 277-308.

37. — 1965. — Complément à mon travail de 1953 sur la classification des Oribates. *Acarologia*, **7** (4) : 713-733.

38. — 1972. — Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Chapitre I à VI de la deuxième partie. *Ibid.*, **14** (3) : 454-478.

39. Hansen, H. J., 1917. — On the trichobothria (auditory hairs) in Arachnida, Myriapoda and Insecta, with a summary of the external sensory organs in Arachnida. *Ent. Tidskr.*, Stockholm, **38** : 240-259.

40. Helversen, O. von, 1966. — Über die Homologie der Tasthaare bei Pseudoskorpionen (Arach.). *Senckenberg. biol.*, Frankfurt, **47** : 185-195.

41. Hoffmann, C., 1967. — Bau und Fonktion der Trichobothrien von *Euscorpius carpathicus* L. *Z. vergl. Physiol.*, **54** : 290-352.

42. Holm, A., 1940. — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bidr. Upps.*, **19** : 1-214.

43. Kraepelin, K., 1899. — Scorpiones und Pedipalpi. *Tierreich*, Lief. 8 : 1-265.

44. — 1908. — Skorpiones. *Fauna Südwest-Aust.*, **2** (7) : 87-104.

45. — 1912. — Neue Beiträge zur Systematik der Gliederspinnen. II. *Mitt. natur. Mus. Hamburg*, **29** : 45-87.

46. Lehtinen, P. T., 1967. — Classification of the Cribellate Spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. *Ann. Zool. Fenneci*, **4** : 199-468.

47. Linsenmair, K. E., 1968. — Anemomenotaktische Orienterung bei Scorpionen (Chelicerata, Scorpiones). *Z. vergl. Physiol.*, **60** : 445-449.

48. Maury, E., 1968. — Aportes al conocimiento de los escorpiones de la Republica argentina. II. Algunas consideraciones sobre el genero *Bothriurus* en la Patagonia y Tierra del fuego con la descripcion de una nueva especie (Bothriuridae). *Physis, B. Aires*, **28** (76) : 149-164.

49. Millot, J., et M. Vachon, 1949. — Ordre des Scorpions. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 386-436.

50. Mitchell, R. W., 1968. — *Typhlochactas*, a new genus of eyeless cave Scorpion from Mexico (Scorpionida, Chaetidae). *Annls Spéléol.*, **23** (4) : 753-777.

51. — 1971. — *Typhlochactas elliotti*, a new eyeless cave Scorpion from Mexico (Scorpionida, Chaetidae). *Ibid.*, **26** (1) : 135-148.

52. Newland, G., 1972. — Notes on psammophilous Scorpions and a description of new species (Arachnida : Scorpionides). *Ann. Transv. Mus.*, **27** (12) : 241-254.

53. Pocock, R. I., 1900. — The Fauna of british India, including Ceylon and Burma. Taylor and Francis Edit., London : 1-279.

54. San Martin, P., 1963. — Una nueva especie de *Bothriurus* (Scorpiones, Bothriuridae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **35** (4) : 400-418.

55. Simon, E., 1872. — Les Arachnides de France. De Roret édit., Paris, VII : 79-115.

56. Sreenivasa-Reddy, R. P., 1967. — Contribution à la connaissance des Scorpions de l'Inde. 2. *Iomachus laeviceps* Pocock, 1893 (Scorpionidae, Ischnurinae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** (6) : 1066-1076.

57. — 1968. — Contribution à la connaissance des Scorpions de l'Inde. 3. *Iomachus punctulatus* Pocock, 1897 (Scorpionidae, Ischnurinae). *Ibid.*, 2e sér., **40** (1) : 132-140.

58. — 1968. — Contribution à la connaissance des Scorpions de l'Inde. 3. *Iomachus nitidus* Pocock, 1900 (Scorpionidae, Ischnurinae). *Ibid.*, 2e sér., **40** (3) : 518-526.

59. Stahnke, H. L., 1967. — Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. *Reichenbachia*, Dresden, **9** (6) : 59-68.

60. — 1968. — Some Diplocentrid Scorpions from Baja California del Sur, Mexico. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4e sér., **25** (14) : 273-320.

61. — 1970. — Scorpion nomenclature and mensuration. *Ent. News.*, **81** (12) : 297-316.

62. — 1970. — *Diplocentrus spitzeri*, a new arizona species of Scorpion. *Ent. News.*, **81** (1) : 25-32.

63. — 1972. — A key to the genera of Buthidae (Scorpionida). *Ibid.*, **83** : 121-133.

64. — 1972. — A nomenclatural conundrum. *Ibid.*, **83** : 201-202.

65. Vachon, M., 1934. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpionides. Première note : les formes immatures de *Chelifer cancroides* L. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **59** : 134-160.

66. — 1934. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpionides. Deuxième note : les formes immatures de *Chelifer cancroides* L. *Ibid.*, **59** : 405-416.

67. — 1936. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpions. Quatrième note : les formules chaetotaxiques des pattes-mâchoires. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **8** (1) : 77-83.

68. — 1940. — Sur la systématique des Scorpions. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **13** (2) : 241-260.

69. — 1941. — *Chthonius tetrachelatus* P. (Pseudoscorpions) et ses formes immatures. Deuxième note. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **13** (6) : 540-547.

70. — 1944. — L'appendice arachnidien et son évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69** : 172-177.

71. — 1945. — Remarques sur les appendices du prosoma des Limules et leur arthrogenèse. *Archs Zool. exp. gén.*, **6** : 271-300.

72. — 1947. — Remarques sur l'arthrogenèse des appendices à propos d'un cas de symmélie partielle chez un Pseudoscorpion *Chelifer cancroides* L. (Arachnide). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **81** (1-2) : 177-194.

73. — 1947. — Comment reconnaître l'âge des Pseudoscorpions (Arachnides). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **19** (3) : 271-274.

74. — 1947. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges. Les étapes de la croissance. *Annls Sci. nat.*, Zool., 11e sér. : 109-121.

75. — 1948. — Étude sur les Scorpions. *Archs Inst. Pasteur Algér.*, **26** (1) : 25-90.

76. — 1950. — Études sur les Scorpions. *Ibid.*, **28** (2) : 152-216.

77. — 1950. — Remarques préliminaires sur l'alimentation, les organes chélicériens, le biberon et la tétine de l'embryon du Scorpion : *Ischnurus ochropus* C. L. Koch (Scorpionidae). *Archs Zool. exp. gén.*, **86** (3) : 137-156.

78. — 1952. — Études sur les Scorpions. *Publs Inst. Pasteur Algér.* : 1-482.

79. — 1953. — Sur un cas de schistomélie ternaire d'une patte ambulatoire chez le Scorpion fouisseur : *Scorpio maurus* L. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **87** (2) : 218-225.

80. — 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement postembryonnaire chez les Araignées. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **25** (3) : 294-297.

81. — 1953-1956. — Sur de nouveaux caractères familiaux et génériques chez les Scorpions. Proceed. XIV Int. Cong. Zool., Copenhague : 471-474.

82. — 1957. — La régénération appendiculaire chez les Scorpions (Arachnides). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **244** : 2556-2559.

83. — 1957. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Première note : Généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **82** (5-6) : 337-354.

84. — 1958. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Deuxième note : Orthognathes. *Ibid.*, **83** (5-6) : 429-461.

85. — 1962. — Remarques sur l'utilisation en systématique des soies sensorielles (trichobothries) chez les Scorpions du genre *Euscorpius* Thorell (Chaetidae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **34** (5) : 347-354.

86. — 1964. — Sur l'établissement de formules précisant l'ordre d'apparition des trichobothries au cours du développement postembryonnaire chez les Pseudoscorpions (Arachnides). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **258** (12) : 4839-4842.

87. — 1965. — Remarques sur quelques Scorpions appartenant aux genres *Nebo* Simon, 1878 (Diplocentridae) et *Hemiscorpion* Peters, 1861 (Scorpionidae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **37** (2) : 308-317.

88. — 1965. — L'élément unitaire vu par un systématicien. *Cah. Et. Biol.*, nos 13-14-15 : 103-114.

89. — 1965. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Troisième note : *Pholcus phalangioides* (Fussl.) (Pholcidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **90** (5-6) : 607-620.

90. — 1966. — A propos de la synonymie de deux genres de Scorpions : *Chaerilomma* Roewer, 1943 (Chaetidae) et *Iurus* Thorell, 1877 (Vejovidae). *Senckenberg. biol.*, Frankfurt, **47** (6) : 453-461.

91. — 1969. — Complément à la description d'*Isometrus madagassus* Roewer, 1943. *Ibid.*, **50** (5-6) : 417-420.

92. — 1972. — Sur l'établissement d'une nomenclature trichobothriale uniforme convenant à l'ensemble des Scorpions (Arachnides) et l'existence de trois types distincts de trichobothriotaxie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **275** : 2001-2004.

93. — 1972. — Remarques sur les Scorpions appartenant au genre *Isometrus* H. et E. (Buthidae) à propos de l'espèce *Isometrus maculatus* (Geer) habitant l'île de Pâques. *Cah. Pacif.*, **16** : 169-180.

94. Vachon, M., R. Roy et M. Condamin, 1970. — Le développement postembryonnaire du Scorpion *Pandinus gambiensis* Pocock. *Bull. IFAN*, sér. A, **32** (2) : 412-432.

95. Vachon, M., et M. Hubert, 1971. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Quatrième note : *Tegenaria saeva* Bl., *Coelotes terrestris* (Wid.) et *Coelotes atropos* (Wlk.) (Agelenidae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 11, Zool. 11 : 613-624.

96. Van der Hammen, L., 1955. — Notes on the Oribatei (Acari) of Dutch New Guinea. *Proc. K. ned. Akad. wet.*, Amsterdam, Zool. C, **58** (2) : 195-205.

97. Vitali di Castri, V., 1963. — La familia Vachoniidae (Gymnobisiidae) en Chile (Arachnidea, Pseudoscorpionidea). *Investnes zool. chil.*, **10** : 27-82.

98. — 1965. — *Cheiridium danconai* n. sp. (Pseudoscorpionida) con consideraciones sobre su desarrollo postembrionario. *Ibid.*, **12** : 67-92.

99. — 1966. — Observaciones biogeograficas y filogeneticas sobre la familia Cheiridiidae (Pseudoscorpionida). *Prog. biol. del Suelo*, Monographia 1, Unesco, Montevideo : 379-386.

100. — 1969. — Pseudochiridiinae (Pseudoscorpionida) du Muséum national d'Histoire naturelle. Remarques sur la sous-famille et description de deux nouvelles espèces de Madagascar et d'Angola. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (5) : 1175-1199.

101. Wagner, W., 1888. — Des poils nommés auditifs chez les Araignées. *Bull. Soc. imp. nat. Moscou*, **1** : 119-134.

102. Wiehle, H., 1956. — Linyphiidae (Baldachinspinnen). *Tierwelt Dtl.*, **10** : 1-337.

103. — 1960. — Micryphantidae (Zwergspinnen). *Ibid.*, **11** : 1-620.

Manuscrit déposé le 9 décembre 1972.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 140, mai-juin 1973, Zoologie 104 : 857-958.

Achevé d'imprimer le 31 janvier 1974.